

Annales
de
zoologie
écologie animale

Trimestriel

1973

Vol. 5 - N° 4

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

100, rue de l'Université 91190 Gif-sur-Yvette (91) 413-643 (1973)

AZEA5.4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J.-M. SOUPAULT

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, P. BOUVAREL, A. CAUDERON,
G. FAUCONNEAU, R. FÉVRIER, P. MORNET, R. PÉRO, J. REBISCHUNG

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

- M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.
- S. HÉNIN, Chef du Département d'Agronomie, C. N. R. A.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- A. CAUDERON, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Phytopathologie.

- H. DARPOUX, Chef du Département de Pathologie végétale, C. N. R. A.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

- E. BIBLIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.

- A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
- G. MOCQUOT, Chef du Département de Technologie des Produits animaux, C. N. R. Z.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

- G. FAUCONNEAU, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
- A. FRANÇOIS, Directeur de Recherche à l'I. N. R. A., Directeur du Centre national de Coordination des Études et Recherches sur la Nutrition et l'Alimentation.
- C. THIBAUT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
- J.-P. CHESNEAU, Ecole nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54000 Nancy.
- J. PARDE, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures sur Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales d'Hydrobiologie.

- R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
- C. THIBAUT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.
- R. VIBERT, Chef du Département d'Hydrobiologie, 64200 Biarritz.

Annales d'Économie et de Sociologie rurales.

- M. MAZOYER, Département d'Économie et de Sociologie rurales.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Services des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

annales
de
zoologie
écologie animale

Trimestriel

1973

Vol. 5 . N° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE COMPARÉES
DE DEUX ESPÈCES DE *TYCHIUS*
(COL. CURCULIONIDAE)
DANS LES LUZERNIÈRES DU LAURAGAIS

J. d'AGUILAR et D. PERRIER

Station centrale de Zoologie,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

Des caractères morphologiques et biologiques permettent de séparer deux espèces de *Tychius* vivant sur luzerne et longtemps confondues. *T. medicaginis* pond dans les boutons floraux entraînant la formation d'une galle apparente et la perte complète de ces organes, tandis que *T. aureolus* pond dans les jeunes gousses et provoque des dégâts importants, consistant en une destruction de graines, non décelable extérieurement.

La Luzerne, cultivée pour la production de semence, compte de nombreux ravageurs parmi lesquels des Coléoptères Curculionidés du genre *Tychius*. Deux espèces très voisines appartenant à ce genre, *T. medicaginis* BRIS. et *T. aureolus* KIESW., coexistent dans les mêmes champs et entraînent, de ce fait, des confusions pouvant aboutir à une sous-estimation des dégâts : c'est surtout l'espèce gallicole (*T. medicaginis*) qui a attiré l'attention des agriculteurs.

Des observations poursuivies essentiellement dans les luzernières du Lauragais de 1967 à 1970, en particulier dans la plaine autour de Castelnaudary, nous ont permis d'approfondir certaines données. Le présent travail a pour principal objet de préciser les caractères tant morphologiques que biologiques, permettant de séparer ces deux espèces et d'en définir quelques conséquences économiques.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Le genre *Tychius*, qui groupe dans la région paléarctique près de 250 espèces, est caractérisé par un pygidium à peine visible vu de dessus ; des antennes à funicule de 7 articles ; des hanches antérieures contiguës et des ailes fonctionnelles. Les sexes se distinguent, entre autres, par les caractères secondaires suivants : Mâle : pygidium saillant, non entièrement recouvert par les élytres et orné de squamules serrées ne laissant pas voir le tégument. Femelle : pygidium non saillant, recouvert par les élytres et orné de squamules moins serrées, laissant voir le tégument.

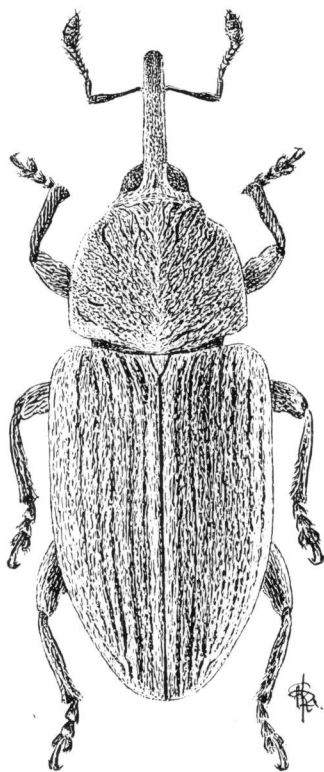


FIG. 1. — *Tychius medicaginis* BRIS. (long. 2,5 mm)

Les deux espèces, *T. medicaginis* et *T. aureolus*, ont été longtemps confondues et peuvent se séparer morphologiquement de la façon suivante :

T. medicaginis BRIS.

Rostre, vu de profil, arqué régulièrement sur toute sa longueur et faiblement atténué au sommet ; massue antennaire généralement foncée. Mâle : fémurs antérieurs sans frange squamulée particulière. Femelle : distance entre l'insertion anten-

naire et l'extrémité du rostre nettement plus grande (3 fois la largeur du rostre) que chez le mâle ; chez *T. aureolus*, cette distance est la même dans les deux sexes.

T. aureolus KIESW.

Rostre, vu de profil, faiblement arqué jusqu'à l'insertion antennaire et de là atténué d'une manière rectiligne jusqu'à l'extrémité ; massue antennaire généralement claire ; distance entre l'insertion antennaire et l'extrémité du rostre, environ 2 fois la largeur du rostre dans les deux sexes. Mâle : fémurs antérieurs portant, en dessous, une frange bien visible de squamules blanches.

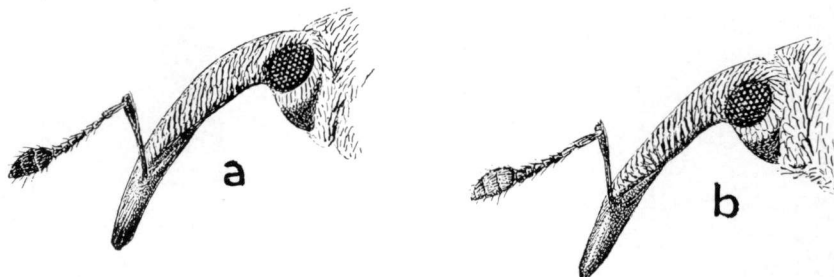


FIG. 2. — Rostre des mâles de *Tychius* : a) *T. medicaginis* ; b) *T. aureolus*

CARACTÈRES BIOLOGIQUES

Dans les luzernières du Lauragais, on peut observer une sortie massive de *Tychius* dès la seconde quinzaine d'avril, puis leur nombre diminue jusqu'en juillet et ils disparaissent en août. Au cours de la période d'activité des adultes des deux espèces, la proportion de *T. medicaginis* oscille entre 2 et 4,8 p. 100. Nos comptages ne permettent cependant pas de préciser l'évolution dans le temps des pourcentages de chaque espèce. Durant toute la période de croissance de la Luzerne précédant la ponte, on constate des dégâts dus aux morsures alimentaires des adultes sur les feuilles, les tiges, les bourgeons, les fleurs et les gousses. Les plus fréquents ont lieu sur les boutons floraux mal dégagés des bourgeons terminaux et sur les calices des fleurs, perforés à la base sans entamer les organes fructifères. De nombreux accouplements sont observés dans la deuxième quinzaine de juin.

Les caractères biologiques différentiels des deux espèces sont les suivants :

T. medicaginis

L'adulte pond au stade C ou D de STREBLER (bouton vert à violet) avant l'épanouissement des fleurs. Il perce la corolle pour insérer son œuf dans le pistil, à la base du style ou dans la paroi de l'ovaire encore très petit et trapu. Celui-ci est alors modifié dans sa croissance et reste plus court. Les ovules, le plus souvent disposés en 2 rangées, prolifèrent et se recouvrent d'un tissu méristématique ; ils deviennent ainsi très gros, légèrement mamelonnés. L'hypertrophie des ovules et la

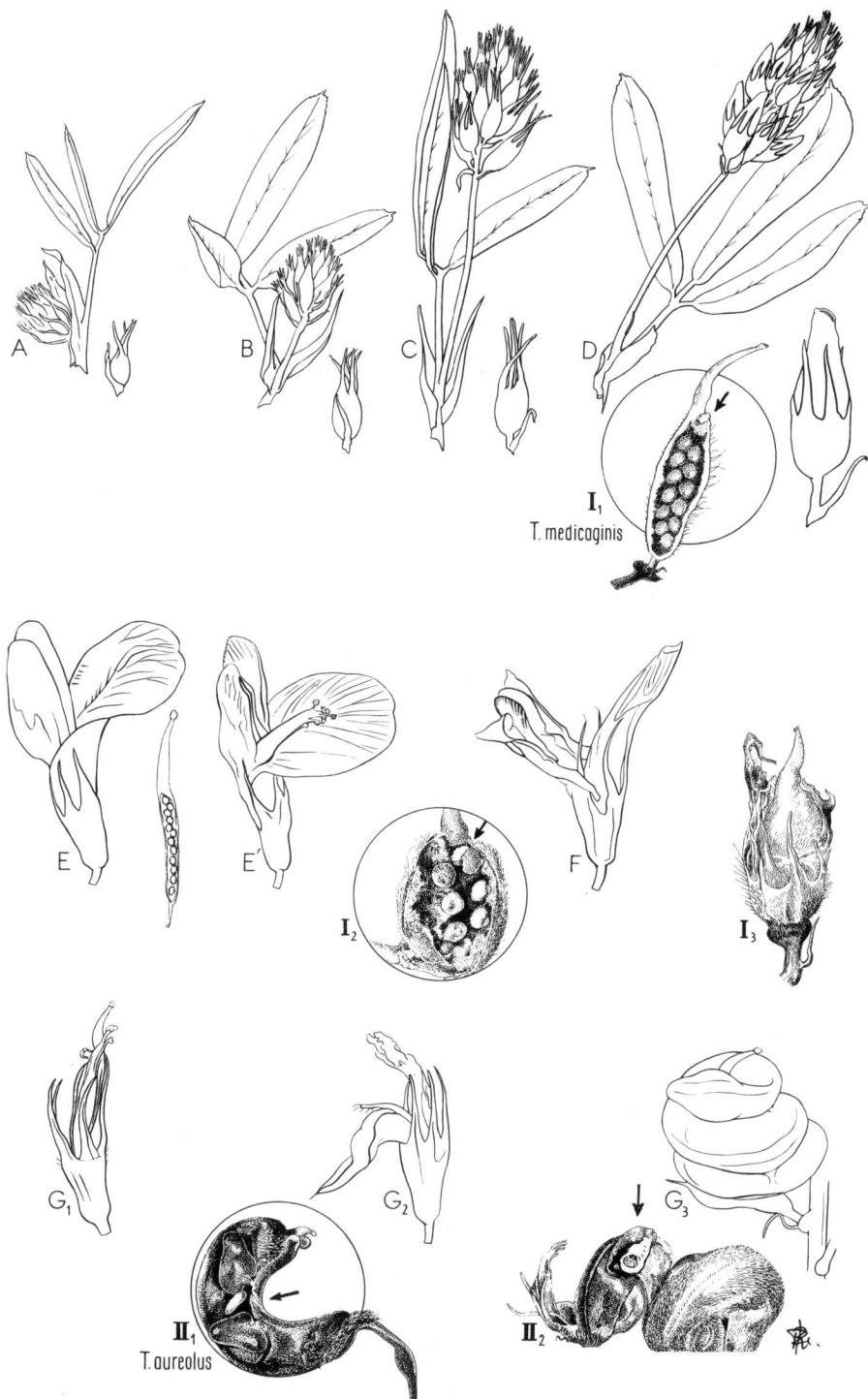


FIG. 3. — Biologie des deux espèces de *Tychius* en fonction des stades phénologiques de la Luzerne

Haut: Évolution des bouquets et boutons floraux A à D (d'après STREBLER).

Centre: Évolution de la fleur : E (épanouissement) ; E' (fécondation après déclanchement) ; F (fanaïson).

Bas: Évolution des gousses et des graines, G₁ à G₃.

Tychius medicaginis: I₁, ponte dans le bouton (œuf à la base du style) ; I₂, larve dans la galle ; I₃, aspect externe de la galle.

Tychius aureolus: II₁, ponte dans une jeune gousse ; II₂, larve dans une gousse développée.

formation de la galle semblent être déclenchés soit par la ponte, soit par l'éclosion de la larve, ce processus évoluant du sommet vers la base de l'ovaire ; on peut ainsi trouver à l'apex quelques ovules gros et sphériques, tandis que ceux de la base sont encore normaux, petits, allongés et légèrement aplatis. L'ovaire, transformé en galle, continue à grossir dans les fleurs puis se dégage des enveloppes fanées ; il se forme parfois un feutrage blanc sur les parois internes.

Dans les champs, la jeune galle est aisément reconnaissable des gousses normales par son aspect velu et sa forme oblongue, gonflée ou légèrement arquée.

A l'intérieur, la larve dévore tous les ovules aux tissus tendres puis, à son complet développement, elle sort de la galle en forant un orifice dans la paroi, pour se nymphoser en terre dans une coque dure.

Nous avons pu confirmer la présence de galles de cette espèce sur *Medicago falcata* L.

T. aureolus

L'adulte ne pond qu'après la fécondation de la fleur dans les gousses se dégageant des enveloppes florales fanées. Les œufs sont déposés de préférence lorsqu'elles sont encore souples, aplaties, coudées ou à spires lâches ; les graines sont alors triangulaires ou presque bilobées (stade G_1 et G_2). Au cours de la deuxième quinzaine de juin ou au début de juillet, après avoir pratiqué un trou avec son rostre, la femelle dépose, au niveau des graines, un œuf blanc brillant de $0,60 \times 0,25$ mm. Parfois 2 à 3 œufs peuvent se trouver à différents endroits d'une même gousse. Il y a un certain échelonnement des pontes en fonction de la période de floraison liée au climat et à l'état de la culture (luzerne de première année, pour les années suivantes avec ou sans précoupe).

A son éclosion, la larve pénètre dans une graine (stade G_3) qui sera entièrement dévorée ainsi qu'une ou deux autres ; les dégâts d'une larve correspondent, en moyenne, à la destruction plus ou moins complète de 2 ou 3 graines. En fin d'évolution (fin juillet-début août) la larve sort de la gousse par une large ouverture pour se nymphoser dans le sol, ce qui permet de déceler la présence du ravageur jusque là invisible.

La planche (fig. 3) résume l'évolution comparée des deux espèces en fonction des stades végétatifs de la Luzerne.

CONSÉQUENCES ÉCONOMIQUES

Le développement larvaire de ces deux espèces de *Tychius* a lieu aux dépens des jeunes graines. Dans les gousses d'aspect normal avec *T. aureolus*, les dégâts se limitent à quelques graines attaquées par larve, les autres arrivant à maturité, tandis que dans les galles de *T. medicaginis*, les dégâts sont apparents et la perte des organes fructifères complète.

On peut confondre les galles de *T. medicaginis* avec celles de la Cécidomyie des gousses (*Asphondylia miki* WACHTL.). D'autres galles modifient les fleurs (*Contarinia medicaginis* KIEF. aux larves jaune citron) ou les bourgeons (*Dasyneura ignorata* WACHTL. aux larves orange).

Les larves de *Tychius* sont souvent parasitées par des Hyménoptères. Nous avons observé couramment dans nos élevages un *Habrocytus* (Pteromalidae) sur les deux espèces de *Tychius* et un *Sigalphus* (Braconidae) sur *T. aureolus*. Sont également sortis de nos élevages des *Tetrastichus* (Eulophidae).

Si l'on considère la récolte idéale calculée d'après le dégagement des grappes florales, les pertes dues aux *Tychius* semblent insignifiantes. Par rapport à l'avortement des boutons floraux (47,1 p. 100) et à l'insuffisance de fécondation des fleurs restantes (31,7 p. 100), les dégâts des divers ravageurs représentent 7,2 p. 100 ; pourcentage dans lequel *Tychius aureolus* entre pour 3,9 p. 100 et (*T. medicaginis*), pour 0,85 p. 100 (cas du Lauragais en 1969).

Par contre, le pourcentage moyen des pertes dû à *T. aureolus* par rapport aux graines formées (représentant la récolte apparente) a été dans le Lauragais de 14,4 p. 100 (max. 19,2 p. 100) en 1968 et de 21,2 p. 100 (max. 65,4 p. 100) en 1969 ; dans le Gers de 16,6 p. 100 (max. 40,8 p. 100) en 1970. Quant à *T. medicaginis*, ses galles sont abondantes dans certains champs parfois localisées en bordure, à mi-ombre, ou dans les luzernes de printemps (plus jeunes et plus tardives). La plus forte densité d'attaque a été observée sous un climat plus méditerranéen (environs de Narbonne).

Ces quelques données biologiques, qui méritent d'être poursuivies et approfondies attirent l'attention sur les dégâts de *Tychius aureolus*, bien différents de ceux de *T. medicaginis*.

Reçu pour publication en juin 1973.

SUMMARY

MORPHOLOGY AND COMPARATIVE BIOLOGY OF TWO *TYCHIUS* SPECIES (COL. CURCULIONIDAE) IN THE LAURAGAIS ALFALFA FIELDS

Thanks to morphological and biological characteristics it is possible to separate two species of *Tychius* living on alfalfa and long confused. *T. medicaginis* lay eggs in some flower-buds, thus resulting in a visible gall and in the complete loss of these buds. On the contrary, *T. aureolus* lay eggs in young alfalfahusks inducing important damages, which consist in seed loss without any external mark.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- FRANZ H., 1942. Vorarbeiten zu einer Monographie der *Tychiini*. IV. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Tychius* SCHONH. *Arb. Morph. Tax. Ent.*, **9**, 123-127.
- HOFFMAN A., 1954. Coléoptères Curculionides, **2**, 1184-1186. *Faune de France*, n° 59.
- HOFFMAN A., 1963, in BALACHOWSKY A. *Traité d'Entomologie appliquée à l'Agriculture*, **1** (2), 1136-1137, Masson, Paris.
- KHOCHBAF KHIABANIAN M. A., 1966. *Contribution à l'étude de la biocoenose des Medicago cultivées ou spontanées avec pour objectif principal la découverte des causes qui provoquent l'avortement des graines dans la région méridionale de la France*. Thèse, 114 p.
- LEHMANN H. C., KLINKOWSKI M., 1942. Zur Pathologie der Luzerne 1. Die schädlichen Rüsselkäfer. *Entomol. Beih.*, **9**, 59-62.

- NAIBO B., 1972. *Étude du cycle biologique et du fonctionnement des appareils reproducteurs de T. aureolus* KIESW. Thèse 109 p., 12 fig.
- PIERRE P. F., 1901. Nouvelles cécidologiques. *Rev. Sc. du Bourbonnais et du Centre de la France*, **14**, 243.
- PIERRE P. F., 1902. Nouvelles cécidologiques du Centre de la France. *Marcellia*, **1**, 95.
- PIERRE P. F., 1905. Nouvelles cécidologiques du Centre de la France (2^e série). *Marcellia*, **4**, 166.
- STREBLER G., 1968. *Étude d'un Itonidide cécidogène et de son hôte* (Contarinia medicaginis KIEFFER). Thèse 146 p., 81 fig.
-

DORTOIR INSULAIRE D'ÉTOURNEAUX
(*STURNUS VULGARIS*)
COMPORTEMENT NATUREL
EXPÉRIENCE D'EFFAROUCHEMENT ACOUSTIQUE

Ph. GRAMET et P. DAVOUST*

*Laboratoire des Petits Vertébrés,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78350 Jouy en Josas*

* *Ornithologue,
28210 Nogent le Roi*

RÉSUMÉ

Les bandes d'Étourneaux qui dorment dans la plantation de cyprès de Lambert de l'île Dumet (Loire atlantique) compromettent, de par leur nombre (3 à 5 millions) et l'abondance de leurs déjections, la survie des arbres. Les techniques classiques mises en œuvre pour tenter d'éloigner les Oiseaux ayant échoué, il est procédé, de nuit, à une application pratique de la méthode d'effarouchement acoustique. Le comportement réactionnel des Étourneaux est décrit, phase par phase. Les observations effectuées permettent de l'assimiler à un phénomène de panique. L'évolution ultérieure, notée quotidiennement, met en évidence le processus qui a conduit à l'abandon définitif de ce dortoir par les Étourneaux.

Des Étourneaux ayant adopté comme dortoir le petit bois de l'île Dumet, la survie des arbres était menacée. C'est pourquoi il fut décidé de tenter de les en déloger par diffusion, nocturne, de séquences de cris de détresse.

I. — LE BIOTOPE

Dumet, île rocheuse d' à peine huit hectares de superficie est située à 7 km à l'ouest de Piriac (Loire atlantique) (fig. 1). La végétation naturelle est composée d'herbe du type gazon maritime. Le tapis ainsi formé est très épais car aucun herbivore n'est

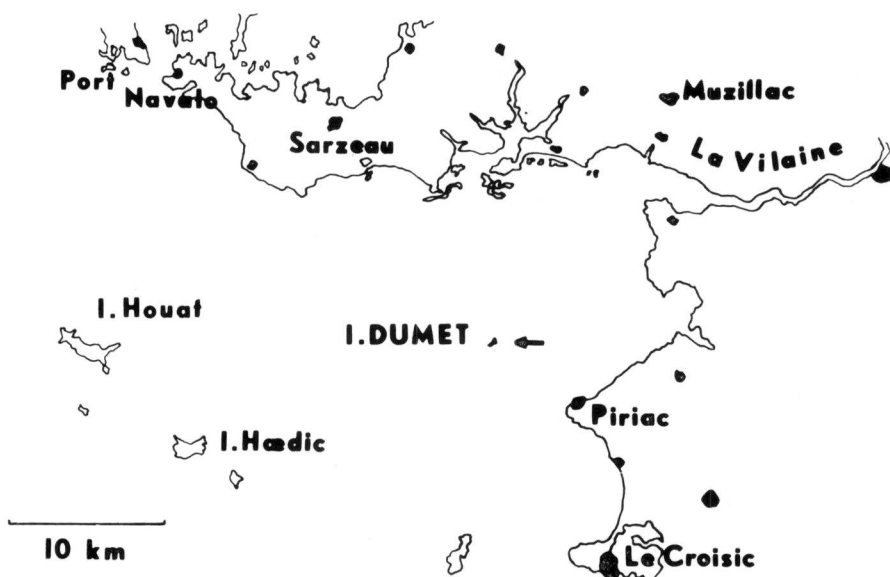


FIG. 1. — Situation géographique de l'île Dumet

présent sur l'île pour le brouter. Des plantations effectuées il y a une quinzaine d'années ont très fortement modifié ce biotope. Il existe maintenant (fig. 2) :

— quelques lignes d'arbres « brise-vent » plus ou moins continues. Elles sont constituées par un mélange irrégulier de fusains, tamaris et cyprès de Lambert.

— un bois de cyprès de 1 000 m² environ à forte densité de peuplement qui assure, peu après les lisières, une protection efficace contre les vents marins souvent forts, parfois violents.

L'île Dumet jouit d'un microclimat particulier. Ainsi elle est fréquemment épargnée par les perturbations orageuses. De plus, la température ambiante est, en moyenne, de 4°C supérieure à celle régnant au même moment sur le continent.

L'avifaune est abondante et variée (1).

II. — OBSERVATIONS PRÉ-EXPÉRIENCE

A. — Le comportement naturel des Étourneaux

Le comportement naturel des Étourneaux qui viennent dormir à Dumet n'a pas fait l'objet d'études suivies. Le dortoir est de création récente — février 1972 — et d'accès difficile. Cette année, trois journées ont été consacrées à ce problème tandis que, au préalable, de nombreux renseignements ont été recueillis auprès des habitants de la région de Piriac. De cet ensemble d'informations, il ressort clairement que la grande majorité des facteurs connus comme régissant le comportement des bandes

(1) Des démarches sont entreprises pour que cette île soit classée comme réserve ornithologique.

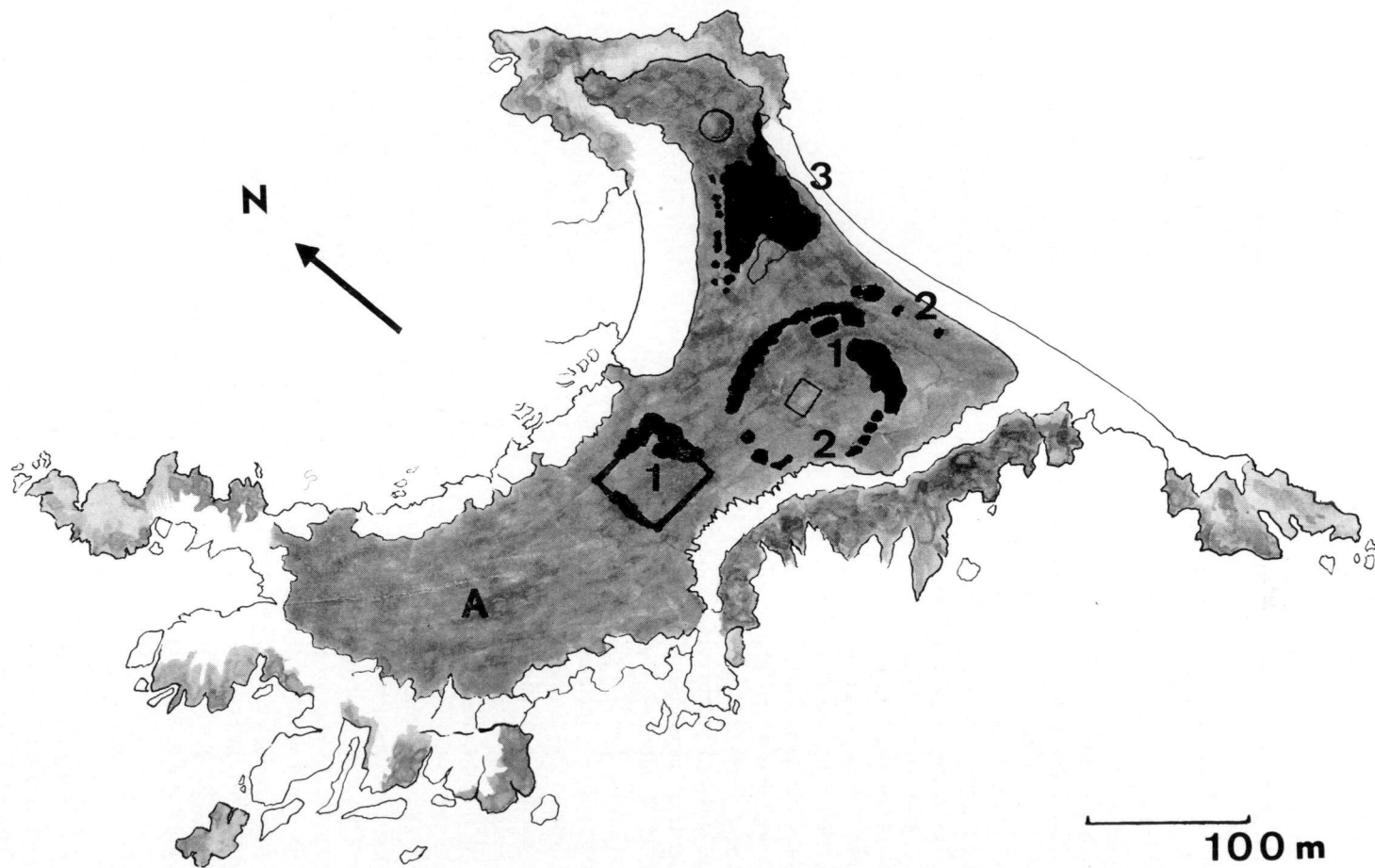


FIG. 2. — *Plan de l'île Dumet*

Le grisé intérieur correspond à la couverture herbacée (A), les zones plus foncées aux haies (1), aux petits bosquets ou aux arbres isolés (2), au bois de cyprès de Lambert (3)

d'Étourneaux se retrouve dans le cas présent. Seuls seront donc mentionnés les aspects inhérents, semble-t-il, à la position insulaire du dortoir.

Dans la journée, la population résidente est de l'ordre de 200 individus dont l'activité principale consiste en une prospection des laisses de mer.

En fin d'après-midi, lorsque la luminosité diminue de façon sensible, les arrivées de bandes d'Étourneaux venant du continent commencent à se produire. La hauteur des vols est, apparemment, fonction d'une part de la direction et de la force du vent et, d'autre part, de la visibilité du moment. En cas de vent violent ou de brume, par exemple, les Oiseaux abordent l'île en frôlant la crête des vagues. Ces bandes viennent selon deux directions principales : Piriac et Port Navalo, lieux indiqués par les autochtones comme étant des secteurs vespéraux de rassemblement sur le continent. Plus l'heure s'avance plus le rythme des arrivées s'accroît. La phase finale correspond à un vol compact de plusieurs dizaines de milliers d'Oiseaux dont le passage exige de 3 à 4 minutes. Il n'y a pas rentrée directe au dortoir, cette phase finale étant précédée d'un regroupement de tous les Étourneaux sur la prairie de la pointe ouest de l'île. Ce comportement doit être régulier car c'est le seul endroit de Dumet où l'herbe est aussi fortement maculée par les déjections.

Les Oiseaux ne s'envolent pour aller se brancher dans le bois de cyprès que lorsque le soleil a disparu à l'horizon. A ce moment tous les arbres, sans exception, sont occupés. Ultérieurement les lisières sont désertées au profit de la zone centrale plus abritée des vents. Ces déplacements de perchoir à perchoir provoquent de nombreuses chicanes et l'activité acoustique qui règne est intense. L'examen du sous-bois (cf. chapitre suivant) apporte une démonstration *a posteriori* de la régularité de ce phénomène. Il n'y a jamais silence total : des chants, du type babil, remplacent peu à peu les cris de chicane et se maintiennent tout au long de la nuit.

La reprise d'activité matinale se déroule selon le processus observé traditionnellement pour un dortoir d'Étourneaux : accroissement de l'activité acoustique avec diversification des émissions sonores, vols individuels, puis formation de petites bandes conduisant à une réoccupation de tous les arbres du bois. Une seule particularité a été notée et tout laisse à penser qu'un phénomène semblable doit se produire quotidiennement : les premiers Oiseaux quittant le dortoir se posent sur les quelques cyprès de la pointe est de l'île. Ceux-ci sont bientôt chargés au maximum et il se réalise alors une sorte de ballet aérien fort bien réglé : les nouveaux arrivants piquent en direction des perchoirs, provoquent l'envol de ceux déjà branchés et prennent leur place. Les autres après un demi-tour au-dessus de la mer reviennent et font de même. Ce manège se prolonge, en gagnant de l'ampleur, jusqu'au moment où l'envol est suivi d'un départ immédiat vers Piriac.

L'abandon matinal de l'île est commencé vers 8 h 00. Il sera total en 30 minutes environ, trois vagues successives pouvant être distinguées ce qui corrobore les indications fournies par les pêcheurs locaux : « l'arrivée des Oiseaux se fait en trois fois ». Il y a donc ni regroupement ni dispersion au cours du survol de la mer.

B. — Estimation du nombre d'Étourneaux

Une estimation du nombre d'Étourneaux est très délicate : un comptage approximatif des Oiseaux lors de leur arrivée sur l'île n'est possible que lorsqu'ils volent haut et se découpent sur un fond de ciel clair. Dès qu'ils survolent Dumet ils

se mettent à tourner et plus rien ne peut être entrepris avec rigueur. Le matin, des estimations peuvent être tentées au départ des vagues successives en évaluant le nombre d'Oiseaux défilant, par seconde, devant l'observateur. Les données ainsi obtenues sont : de 3 000 à 5 000 Étourneaux/seconde pour la 1^{re} et la 3^e vague, et de 5 000 à 10 000 pour la seconde. En fonction des temps totaux de passage ceci conduit à un effectif global compris entre 3 et 5 millions d'individus.

C. — *Le bois de cyprès*

Le bois apparaît comme hétérogène : seuls les arbres de lisière, de formes plus ou moins tourmentées sous l'action des vents, sont verdoyants. Tous les autres sont grisâtres. En réalité cette couleur est due à un dépôt de fientes d'Étourneaux qui recouvre tout ! Il en est de même pour le sous bois. En bordure l'épaisseur du dépôt est de l'ordre de 10 cm mais il peut atteindre et même dépasser 20 cm dans la zone centrale du bois, ce qui fournit une preuve *a posteriori* du regroupement nocturne des Oiseaux. Il faut noter également :

— que bien des branches sont cassées ; elles jonchent le sol ou pendent le long des troncs ;

— la présence sur le sol de nombreux grains de maïs, non cultivé sur l'île, et qui ont donc subi, sans altération apparente, le transit intestinal.

Cette accumulation rapide d'excréments (occupation du dortoir pendant 15 jours au printemps 1972, pendant 35 jours au cours de l'hiver suivant) pose un problème agronomique quant au devenir du bois. C'est pourquoi le propriétaire désirait obtenir que les Étourneaux cessent de fréquenter ce dortoir. Des tentatives diverses — émissions ou production de bruits de différentes natures, fusées fumigènes — furent mises en œuvre dans ce but au cours de la nuit du 13 au 14 janvier 1973, mais en vain. Une expérience d'effarouchement acoustique fut alors décidée.

III. — EXPÉRIENCE D'EFFAROUCHEMENT ACOUSTIQUE

A. — *Matériel utilisé*

La chaîne électro-acoustique est constituée des éléments suivants :

- magnétophone Nagra (vitesse de défilement de la bande 19 cm/s) ;
- amplificateur autonome Kudelski type DH ;
- corne Lansing type LE 85.

Le niveau sonore disponible, sans altération des signaux, est de 114 dB à 1 m du haut parleur.

B. — *Émissions*

Chaque émission a une durée de deux minutes.

La répartition temporelle et la nature des émissions sont les suivantes :

- soir et nuit du 20 janvier (S 1) :
1^{re} à 20 h 00 : cris de détresse d'Étourneau ensuite 1 émission de cris de détresse de Geai toutes les 30 minutes, la dernière étant diffusée à 1 h 30 ;
- matinée du 21 janvier (M 2) :
1 seule émission (Geai) à 7 h 30 ;
- S 2 et M 3, pas d'émissions ;
- S 3, 2 émissions (Geai) à 17 h 35 et 18 h 15 ;
- Ultérieurement plus aucune intervention.

C. — *Observations*

S 1. — La nuit est claire, le vent faible, le haut parleur est placé au sol dans la zone centrale du dortoir.

Dès l'émission des premiers signaux il se réalise un envol immédiat et général accompagné d'une intense cacophonie. Il n'y a pas regroupement des Oiseaux avec formation de bandes cohérentes mais bien au contraire, multiplicité de petits groupes évoluant indépendamment les uns des autres. Les Étourneaux ne s'éloignent pas de l'île, revenant vers elle à la suite de brusques crochets. Au cours de ces changements de direction très rapides, des collisions se produisent. Des Oiseaux tombent au sol, l'aile brisée ou luxée ⁽¹⁾. Là, ils sautillent sur le sol en émettant des cris très voisins, à l'oreille humaine, des cris de détresse. Cet état de panique se maintient jusqu'à 1 h 30 du matin grâce à l'action simultanée de plusieurs facteurs :

- les émissions
- les cris émis par les bêtes blessées
- les bris de branches, et même la chute d'un arbre de 15 cm de diamètre, due à un perchage localisé aux zones relativement éclairées d'un nombre excessif d'Étourneaux.

Après la dernière émission, cette situation s'est maintenue encore 1/2 heure environ puis les premiers perchages non suivis de réenvol se sont produits. La zone centrale du dortoir, très sombre, demeure vide d'Oiseaux, tandis que les lignes d'arbres brise-vent, d'ordinaire inoccupées, sont mises à profit. Les chicanes sont nombreuses et durent toute la nuit.

M 2. — A 7 h 00 les Étourneaux sont toujours à la même place. Aucun cri du type babil n'est entendu. Les animaux se révèlent très inquiets et il est difficile de les approcher. Dès le début de l'émission, ils s'envolent tous et se regroupent en une bande unique, qui commence à tourner au-dessus de l'île. Une demi-heure plus tard, la situation qui ne s'était pas modifiée (pas de perchage) évolue brusquement, tous les Oiseaux partant, en un long ruban, en direction de Piriac.

Dans la journée, il est constaté que la population résidente est réduite à une cinquantaine d'individus dont certains doivent être en réalité des éclopés de la nuit, volant à peine.

S 2. — Les premières bandes gagnent l'île selon le cérémonial décrit précédemment, mais, peu après, une différence se manifeste : rares sont les Oiseaux qui se posent au sol, la quasi-totalité continuant de survoler l'île en tournoyant. Certains groupes s'écartent et repartent vers le continent, croisant d'autres bandes qui en viennent. Au total, à aucun moment l'effectif présent n'a dépassé 2 500 individus. Plus la luminosité diminue, plus le rythme des départs s'accélère et à la nuit tombée, seuls 500 Oiseaux environ sont encore là. Ils se branchent non au dortoir proprement dit mais se répartissent sur les cyprès des lignes d'arbres « brise vent ».

M 3. — Dès la reprise d'activité, les animaux s'envolent et quittent l'île sans regroupement préalable sur les cyprès de la pointe est. La population résidente n'est plus constituée que par une trentaine d'Étourneaux.

⁽¹⁾ Au total une trentaine d'Oiseaux ont été capturés vivants ou trouvés morts, sur la terre ou rejetés par la mer. Le nombre réel des victimes est sans doute bien plus élevé.

S 3. — Les premières bandes arrivent à 17 h 35. A 18 h 05 un ruban défile durant plus de quatre minutes, mais, les Oiseaux qui le constituent ne s'arrêtent pas à Dumet. Ils poursuivent leur route en direction de Port Navalo. Une émission accélère le mouvement et seule une cinquantaine d'individus passeront la nuit sur l'île.

— *Les jours suivants* aucun Étourneau ne tente de regagner l'île pour y dormir. Le dortoir est abandonné.

IV. — DISCUSSION

A. — *Dortoir insulaire*

L'île Dumet de par sa proximité du continent, son microclimat favorable, son bois dense, constitue un site particulièrement propice à la création d'un dortoir d'Étourneaux. Il ne faut pas oublier toutefois que des conditions météorologiques particulières (brouillards, tempêtes) peuvent en interdire l'accès aux Oiseaux. Il n'est pas possible de préciser quel est alors leur comportement.¹ Ont-ils des dortoirs-refuges ou, au contraire, dorment-ils un peu n'importe où ?

Un seul fait est sûr : depuis l'abandon du dortoir de Dumet ils n'ont plus été observés le soir à Piriac tandis que parfois, par temps de brume ou de brouillard, de grosses bandes passaient la nuit perchées sur les mâts des bateaux ou même sur les toits des maisons.

Une fois la nuit tombée, les Étourneaux même fortement perturbés, se comportent comme s'ils étaient prisonniers sur l'île. Aucun départ vers le continent n'a été observé malgré la luminosité régnant qui aurait pu laisser envisager un repérage astronomique.

B. — *Interventions diverses et effarouchement acoustique*

Les différences observées lors des deux séries d'intervention sont à analyser sous deux aspects distincts :

1° la réaction des Étourneaux aux perturbations apportées dans la nuit du 13 au 14 se caractérise par un envol progressif devenant général peu après. Les Oiseaux tournoient au-dessus de l'île un moment, puis se reposent au dortoir même. Le 20 janvier l'émission de cris de détresse déclenche un envol immédiat ; il est à l'origine d'un état de panique qui s'est maintenu plusieurs heures durant.

2° La persistance du trouble est quasiment nulle dans le premier cas et le comportement naturel des Oiseaux est retrouvé dès le lendemain matin. Il n'en est pas du tout de même après la seconde intervention. Tout semble indiquer que les Étourneaux ont mémorisé le phénomène et que si, le lendemain et le surlendemain une partie d'entre eux revient vers l'île, très peu tentent, en réalité, de s'y poser pour la nuit.

De ces deux constatations il apparaît que le résultat obtenu par application de la méthode d'effarouchement acoustique est en liaison directe avec le fait que, dans ce cas, les signaux ont, pour les Oiseaux-récepteurs, une sémantique précise.

Il faut remarquer toutefois que l'abandon du dortoir a dû être facilité par la

situation particulière de celui-ci : position insulaire d'une part, la faible superficie du bois et l'absence d'un dortoir refuge d'autre part. La conjonction de ces deux facteurs doit être à l'origine de la réaction de panique, phénomène qui, à notre connaissance, n'a jamais été décrit à ce jour.

V. — CONCLUSION

Les conditions très particulières caractérisant le dortoir d'Étourneaux de l'île Dumet font de celle-ci un terrain d'investigation des plus intéressants : elles permettent en effet, dans une large mesure, de mieux comprendre les motivations qui déclenchent les réactions observées dans d'autres biotopes mais dont les manifestations demeurent difficilement interprétables directement. Ainsi, si les Oiseaux ont la possibilité de s'éloigner de la zone perturbée, la panique ressentie ne se maintient pas. Elle existe seulement au cours de la phase d'envol à l'inverse du phénomène observé lors de l'expérience réalisée à l'île Dumet.

Reçu pour publication en octobre 1973.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M. CROMBACK, propriétaire de l'île, pour son accueil et l'intérêt porté à nos recherches, ainsi que toutes les personnes, qui nous ont aidé par leurs observations précises, particulièrement M. et M^{me} FLEURY de VALOIS et M. HERVEL.

SUMMARY

INSULAR SLEEPING PLACE OF STARLINGS (*STURNUS VULGARIS*). NATURAL BEHAVIOUR. EXPERIMENT OF ACOUSTIC SCARING

Dumet island (44), once a rocky islet without trees has been for then years planted with *Cupressus lambertiana*.

Three to five millions of Starlings (*Sturnus vulgaris*) which feed exclusively on the continent (7 km abroad) fly every evening into this wood where they sleep. As their dejections are threatening the survival of trees, different ways were searched and used for scaring the birds, but without any success. The behaviour of Starlings had been observed during the three preceding days. One week later the acoustical method was used (broadcasting recorded bird distress calls). The conditions of the experience, characteristics of apparatus are described, also the reactions of the birds which were panic-stricken, a fact not previously described. The behaviour of Starlings during the following days was also registered. The main causes of their reaction (loneliness of the sleeping place and its insular situation, signification of the broadcasted message) and those factors which led to the definitive abandon of the sleeping place (remembrance of the scaring action, gregariousness) are analysed.

ACTIVITÉ NYCTHÉMÉRALE DE QUELQUES ESPÈCES
DE *DROSOPHILA* (DIPTERA, DROSOPHILIDAE)
DE LA GUADELOUPE :
IMPORTANCE DE LA MÉTHODE DE PIÉGEAGE

J. DAVID

Laboratoire d'Entomologie expérimentale et de Génétique,
E. R. A. 181 du C. N. R. S., 43, bd du 11-Novembre-1918,
69621 Villeurbanne

RÉSUMÉ

Dans la région de Petit-Bourg (Guadeloupe) les populations de *Drosophilidae* d'un verger sont constituées principalement de 7 espèces parmi lesquelles *D. melanogaster* représente plus de la moitié des effectifs.

Les fruits en fermentation attirent ces diverses espèces seulement pendant le jour ; le piégeage olfactif est totalement inefficace la nuit. Cependant, deux espèces (*D. melanogaster* et *D. sturtevantii*) restent sur la nourriture pendant l'obscurité. L'attraction lumineuse permet de capturer deux espèces (*D. latifasciaeformis* et surtout *D. nebulosa*). Ces espèces se déplacent donc pendant la nuit mais elles semblent alors insensibles à des stimulations alimentaires.

Les régions tropicales offrent des conditions particulièrement favorables pour l'étude des populations naturelles de drosophilidés. En premier lieu, l'importance des effectifs autorise des prélèvements abondants et fournit des échantillons significatifs. En second lieu, la diversité des espèces permet d'intéressantes comparaisons sur les niches écologiques exploitées.

Un précédent travail effectué au Gabon (DAVID, 1971) a montré que la fréquentation des appâts nutritifs était très variable en fonction de l'heure. En particulier *Drosophila melanogaster* et deux autres espèces très voisines étaient pratiquement les seules à rester la nuit sur les fruits en fermentation.

Un séjour à la Guadeloupe, en août 1972, a confirmé ce résultat et a permis d'étudier, de façon plus précise, les déplacements des différentes espèces en fonction de l'heure et de la nature des stimulus attractifs employés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a été réalisée à proximité du domaine Duclos, possédé par l'Institut national de la recherche agronomique à Petit Bourg. Après divers essais, les piégeages de drosophilidés ont été réalisés dans le jardin de la « maison des hôtes » de l'I. N. R. A. Il s'agit d'un quartier résidentiel de la commune de Prise d'Eau, comprenant de nombreux vergers (bananiers, arbres à pain, manguiers, goyaviers, agrumes, etc.) et offrant ainsi aux drosophilidés des ressources alimentaires importantes et permanentes.

Attraction olfactive : elle a été réalisée par des bananes en fermentation disposées au fond de récipients en matière plastique. En fermant ces récipients avec un couvercle il est possible de recueillir tous les individus attirés et d'effectuer ainsi un piégeage quantitatif.

Attraction lumineuse : elle a été réalisée par une lampe à incandescence disposée sur le fond blanc de la façade de la maison des hôtes. Les drosophiles attirées ont été recueillies avec un aspirateur à bouche. Cette méthode ne permet de récolter qu'une partie des individus présents. Quelques essais effectués avec une lampe émettant des rayonnements ultraviolet n'ont pas donné de bons résultats.

RÉSULTATS

Huit espèces ont été capturées mais seulement 7 ont pu être identifiées. Ce sont : *D. melanogaster* MEIG. (cosmopolite), *D. latifasciaeformis* DUDA (régions tropicales, cosmopolite), *D. ananassae* DOLESCHALL (régions tropicales, cosmopolite), *D. willistoni* STURTEVANT, *D. nebulosa* STURTEVANT, *D. sturtevanti* DUDA, *D. arawakana* HEED (espèces d'Amérique tropicale).

Au cours des dénombrements, *D. ananassae* et *D. willistoni* n'ont pas été séparées. Dans la suite du travail, elles seront réunies sous le nom de *willistoni* qui est beaucoup plus abondante.

I. — Déplacements horaires des mouches en fonction de l'attraction olfactive

Trois pièges ont été renouvelés toutes les heures pendant un jour et les mouches capturées ont été dénombrées. Plus de 2 000 individus ont ainsi été recueillis. Les résultats obtenus sont représentés graphiquement figure 1 pour l'ensemble des espèces et pour les deux les plus abondantes.

Pour toutes les espèces, l'attraction est nulle au cours de la nuit. L'arrivée des mouches commence après l'aube et l'on note un pic très important au petit matin puisque l'on peut capturer plus de 300 individus à l'heure. A partir de 8 heures du matin, le nombre des captures horaires est d'environ 100 mouches. Ce nombre se maintient jusqu'à la tombée de la nuit. Le creux observé entre 13 et 14 heures s'explique par une averse assez importante à ce moment. La journée étudiée a été caractérisée par un temps couvert et la température, de l'ordre de 25° la nuit, n'a pas dépassé 29,5° le jour.

En ce qui concerne les espèces, il est intéressant de constater que, le matin, *D. melanogaster* était beaucoup plus abondante que *latifasciaeformis*. Au contraire, l'après-midi, les deux espèces étaient représentées par approximativement le même nombre d'individus.

2. — Fréquentation des appâts nutritifs le jour et la nuit

Le nombre des mouches que l'on peut capturer dans un piège à un moment donné est fonction, d'une part de l'effectif de la population existant au voisinage et de la réactivité des individus à l'appât, mais aussi du temps moyen de séjour de chaque individu sur la nourriture.

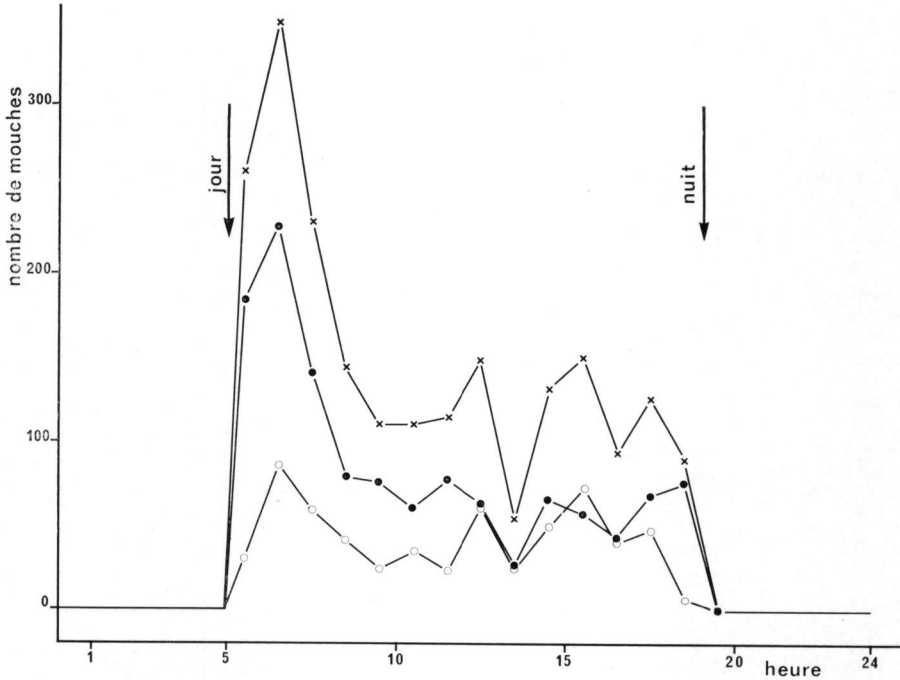


FIG. 1. — Nombre de captures horaires de drosophilidés en fonction du moment du nyctémère

x : total des espèces
 ● : *Drosophila melanogaster*
 ○ : *D. latifasciaeformis*

Dans l'étude décrite figure 1, les appâts ont été renouvelés toutes les heures. C'est pourquoi on peut admettre que l'on a une image assez fidèle des déplacements des individus en supposant qu'aucun de ceux qui ont été attirés n'a eu le temps de repartir. Si la nourriture est accessible en permanence, il se produit un équilibre entre les arrivées et les départs. Dans un tel système stabilisé, une espèce risque d'apparaître d'autant plus abondante qu'elle séjournera plus longtemps sur la nourriture.

Des récoltes de drosophiles ont été réalisées à diverses heures du jour et de la nuit, sur des appâts accessibles en permanence. Les résultats sont rapportés dans le tableau 1.

De jour, les résultats sont assez comparables si l'on considère les appâts accessibles en permanence ou, au contraire, renouvelés périodiquement. On note cependant des différences assez importantes pour *D. latifasciaeformis* et *D. willistoni*.

La nuit, seuls les appâts accessibles en permanence fournissent des mouches. A

ce moment-là, *D. melanogaster* est très largement dominante. *D. sturtevantii* est aussi fréquente la nuit que le jour. Toutes les autres espèces paraissent quitter la nourriture avant la tombée de la nuit.

TABLEAU I

*Proportion des différentes espèces capturées le jour et la nuit
par attraction olfactive ou attraction lumineuse*

A : appâts renouvelés toutes les heures

B : appâts accessibles en permanence

N : nombre de mouches

R : rapport du nombre de mâles au nombre de femelles

Espèces	Attraction olfactive			Attraction lumineuse (%)	N	R
	jour (A) (%)	jour (B) (%)	nuit (B) (%)			
<i>melanogaster</i>	58,41	52,96	92,24	0	2 750	0,93
<i>latifasciaeformis</i>	28,56	8,83	1,68	12,00	795	1,97
<i>willistoni</i>	3,93	20,95	0,90	0	414	0,95
<i>nebulosa</i>	2,89	9,55	0,26	84,80	526	1,21
<i>sturtevantii</i>	3,27	5,27	4,92	0	187	1,13
<i>arawakana</i>	2,94	2,44	0	0	93	0,69
sp. x.....	0	0	0	3,20	12	1,00
Nombre de mâles.....	1 160	757	338	229	2 484	
Nombre de femelles....	951	761	435	146	2 293	
R	1,22	1,00	0,78	1,57	4 777	

3. — Attraction lumineuse

Dans le biotope considéré, il s'est avéré qu'une lampe à incandescence attire de nombreuses drosophiles. Cependant, la technique sommaire employée ne permet guère une étude quantitative du nombre d'individus.

Des récoltes, effectuées à différentes heures de la nuit, au cours de jours successifs, ont permis de recueillir 475 individus, appartenant à 3 espèces dont l'une, indéterminée, n'a pas été capturée de jour. Parmi les deux espèces identifiées, *D. nebulosa* est, de très loin, la plus nombreuse. Il est intéressant de constater que, pour l'ensemble des chasses avec piège olfactif (plus de 4 200 mouches) 208 *D. nebulosa* ont été capturées. Les chasses à la lumière ont fourni 318 mouches de cette espèce sur un total de 475 drosophiles recueillies.

4. — Proportion des sexes

Les résultats (rapport du nombre de mâles au nombre de femelles) sont indiqués dans le tableau I. Pour les diverses espèces, le rapport est habituellement assez proche de l'unité. Seule *D. latifasciaeformis* fait exception à cette règle puisque l'on capture presque deux mâles pour une femelle. Il est intéressant de signaler qu'une telle proportion anormale ne paraît pas exister en Afrique (LACHAISE 1972).

La proportion des sexes est aussi affectée par la technique et le moment de la capture. Si les appâts nutritifs sont accessibles en permanence, on capture de jour les deux sexes en nombres identiques, alors que les femelles sont beaucoup plus nombreuses la nuit. Si les appâts sont renouvelés toutes les heures, un excès de mâles est recueilli. Enfin l'attraction lumineuse, la nuit, fournit une très nette prédominance des mâles.

DISCUSSION ET CONCLUSION

De nombreux auteurs ont effectué des captures de *Drosophilidae* dans la nature, afin d'essayer de connaître l'importance des populations naturelles, la fréquence des différentes espèces, enfin le rythme d'activité de chacune d'elles. Il convient de citer en particulier N. et H. TIMOFEEF-RESSOWSKY, 1940 ; KALMUS, 1940 ; PAVAN *et al.*, 1950 ; MITCHELL et EPLING, 1951 ; TAYLOR et KALMUS, 1954 ; DYSON-HUDSON, 1956 ; FINSINGER, 1958 ; LEWIS et TAYLOR, 1964 ; KOCH, 1967 ; DAVID, 1971 ; LACHAISE, 1972. En général, les auteurs ont utilisé des pièges constitués par des fruits en fermentation. Quelques travaux ont utilisé des pièges à aspiration.

L'échantillonnage des populations d'insectes terrestres se heurte toujours à de sérieuses difficultés méthodologiques (LE BERRE, 1969 ; ROTH, 1971). Pour les *Drosophilidae*, toutes les méthodes employées conduisent à la destruction des individus étudiés de sorte que les effectifs des populations naturelles sont modifiés. Il est, de ce fait, bien préférable de travailler dans des régions de climat tropical, où les individus sont toujours très nombreux. Cependant, les résultats obtenus à la Guadeloupe doivent être discutés de plusieurs points de vue et interprétés avec prudence.

Rythme d'activité des espèces ; attraction par les pièges olfactifs

Les observations confirment ce qui semble avoir déjà été noté par tous les auteurs et sous tous les climats : les drosophiles ne sont attirées par les pièges olfactifs que le jour. Aucune capture n'a lieu la nuit par ce moyen.

Dans la majorité des cas, les auteurs ont trouvé qu'il existe deux pics d'activité, l'un à l'aube, l'autre au crépuscule. Ces rythmes sont généralement très dépendants des conditions climatiques (température, éclaircissement, humidité) et ils peuvent parfois disparaître si ces conditions varient peu (par exemple sous le couvert de la forêt tropicale, PAVAN *et al.*, 1950). A la Guadeloupe, un seul pic a été observé, le matin. Des captures nombreuses ont été réalisées pendant le reste de la journée. Ceci s'explique probablement par le choix d'une journée humide, pluvieuse et une température qui n'a pas dépassé 29,5°.

Au cours d'une étude en un lieu donné, il arrive que l'on observe des différences entre espèces, certaines présentant un maximum de captures le matin, d'autres le soir (LACHAISE, 1972). De telles variations traduisent des différences entre les espèces mais leur nature reste mal connue. Il peut s'agir soit d'un rythme endogène très marqué soit, plus probablement, de différences de réactivité aux variations clima-

tiques journalières. Le cas de *D. latifasciaeformis* est un bon exemple de la plasticité des réactions d'une espèce. En Côte d'Ivoire, LACHAISE a observé, selon les biotopes, un rythme d'activité soit unimodal (le matin) soit bimodal. A la Guadeloupe (fig. 1) il a été observé un faible pic le matin, mais les captures sont restées nombreuses pendant toute la journée.

Durée de fréquentation des appâts et abondance des diverses espèces

Les pièges olfactifs utilisés retiennent les mouches un certain temps mais, très généralement, leur permettent de repartir lorsqu'elles sont rassasiées. Les captures effectuées dépendent donc, non seulement du nombre des individus attirés, mais aussi du temps de séjour des mouches sur la nourriture et de la fréquence avec laquelle les pièges sont visités.

En particulier, lorsque les pièges sont accessibles en permanence (technique employée par de nombreux auteurs) la fréquence des diverses espèces dépend beaucoup du temps de séjour moyen. Ainsi, les observations effectuées à la Guadeloupe confirment les résultats obtenus au Gabon (DAVID, 1971). Certaines espèces, et principalement la plus commune, *D. melanogaster*, restent sur la nourriture pendant la nuit. Le temps de séjour d'un individu peut donc dépasser 12 heures.

En analysant les résultats du tableau 1, on peut penser que *D. latifasciaeformis* ne reste pas longtemps sur les appâts, tandis que *D. willistoni*, au contraire, aurait une durée moyenne de séjour nettement plus élevée. Mais les différences observées entre les deux premières colonnes du tableau sont peut-être dues à des modifications de l'abondance respective des deux espèces au cours des jours successifs où fut effectuée l'étude.

Les variations dans la proportion des sexes indiquées dans le tableau 1 en fonction du moment et de la technique de piégeage s'expliquent probablement aussi par des durées de séjour différentes. Lorsque tous les individus sont capturés (colonne 1, condition A) l'excès de mâles observé reflète peut-être une situation qui existe dans les populations naturelles. Mais cela signifie peut-être aussi tout simplement que les mâles sont attirés à une plus grande distance que les femelles. Si les pièges sont accessibles en permanence (condition B) la proportion des mâles diminue. Le phénomène est surtout net la nuit. Dans ce cas là, il est très probable que les femelles restent nettement plus longtemps que les mâles sur les fruits en fermentation.

Spécificité d'action des pièges

L'attraction olfactive des drosophiles fait appel en premier lieu à leur comportement alimentaire et à leur appétit. Cependant, chez les femelles, une autre pulsion interne, provenant du besoin de pondre, peut intervenir. Divers auteurs ont montré que des pièges olfactifs différents (fruits de diverses espèces par exemple) n'attirent pas les mêmes espèces de drosophilidés (cf. LACHAISE, 1972). Cependant les auteurs qui, en pays tempéré, ont utilisé un piégeage par aspiration d'air ont obtenu en général des résultats très analogues à ceux fournis par l'attraction olfactive (KALMUS, 1940 ; LEWIS et TAYLOR, 1964).

Le piégeage lumineux ne paraît pas avoir été utilisé jusqu'à présent pour la capture des drosophiles. Ceci paraît dû au fait que, habituellement, les pièges lumi-

neux n'attirent que de rares individus de cette famille. C'est pourquoi on a admis jusqu'à présent que les drosophiles ne se déplacent pas la nuit, sauf si elles sont dérangées accidentellement. Cette conclusion est sans doute valable pour la plupart des espèces, en particulier *D. melanogaster*. Les résultats obtenus à la Guadeloupe empêchent désormais de la généraliser. En effet, *D. latifasciaeformis* et surtout *D. nebulosa* sont attirées la nuit dans de notables proportions. Pour *D. nebulosa* en particulier, le grand nombre d'individus capturés par attraction lumineuse exclut l'hypothèse de vols accidentels. Cette espèce présente une activité nocturne spécifique et restée inconnue jusqu'à maintenant. Il est très curieux de constater que, la nuit, les mouches semblent insensibles à l'attraction olfactive. Peut-être les déplacements à perspective alimentaire ne sont-ils possibles que si l'insecte reçoit des stimulations lumineuses.

Reçu pour publication en juin 1973.

REMERCIEMENTS

Je remercie M. BILIOTTI, Chef du Département de Zoologie de l'I. N. R. A. et M. GALICHET, Directeur de la Station de Zoologie de Petit Bourg, qui m'ont permis d'effectuer cette étude dans les meilleures conditions.

Je remercie également M. TSACAS, Maître de Recherches et M. le Professeur WHEELER pour l'identification de certaines des espèces étudiées.

SUMMARY

NYCTHEMAL ACTIVITY OF SOME *DROSOPHILA* SPECIES (DIPTERA, DROSOPHILIDAE) FROM GUADELOUPE : IMPORTANCE OF THE TRAPPING METHOD

In the vicinity of Petit Bourg (Guadeloupe) the natural populations of *Drosophilidae* of an orchard are mainly constituted of seven species, among which more than half the individuals belong to *D. melanogaster*.

Fermented fruits attract these species but only during day time. This olfactive attraction is inefficient during the night. Two species (*D. melanogaster* and *D. sturtevantii*) remain on the food during the night.

Light attraction allows the capture of two species : *D. latifasciaeformis* and *D. nebulosa*. Both species have a flight activity during the night but, at that time, they remain insensitive to alimentary stimuli.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DAVID J., 1971. Recherche sur la composition des populations de *Drosophilidae* de la région de Makokou (Gabon) : activité nyctémérale, abondance et répartition des espèces. *Biol. Gabonica*, **8**, 67-79.
- DYSON-HUDSON V. R. D., 1956. The daily activity rhythm of *Drosophila subobscura* and *Drosophila obscura*. *Ecology*, **37**, 562-567.
- FINSINGER F. X., 1958. Der Tagesgang der Flugaktivität von *Drosophila* und seine Abhängigkeit von Klimaelementen. *Arch. Jul. Klaus Stiftg.*, **33**, 53-57.
- KALMUS H., 1940. Diurnal rhythms in the Axolotl larva and in *Drosophila*. *Nature*, **145**, 72.

- KOCH R., 1967. Tagesperiodik der Aktivität und der Orientierung nach Wald und Feld von *D. subobscura* und *D. obscura*. *Z. vergl. Physiol.*, **54**, 353-394.
- LACHAISE D., 1972. *Écologie des Drosophilidae de la savane tropicale de Lamto* (Côte d'Ivoire). Thèse spécialité, Paris, 66 p.
- LE BERRE J. R., 1969. Les méthodes de piégeage des invertébrés. In *Problèmes d'Écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*, éd. par Lamotte et Bourlière, Masson, Paris, 55-96.
- LEWIS T., TAYLOR L. T., 1964. Diurnal periodicity of flight by insects. *Trans. Roy. entomol. Soc. London*, **116**, 393-469.
- MITCHELL D. F., EPLING C., 1951. The diurnal periodicity of *Drosophila pseudoobscura* in southern California. *Ecology*, **32**, 696-708.
- PAVAN C., DOBZHANSKY T., BURLA H., 1950. Diurnal behavior of some neotropical species of *Drosophila*. *Ecology*, **31**, 36-43.
- ROTH M., 1971. *Contribution à l'étude éthologique du peuplement d'insectes d'un milieu herbacé*. Éd. Orstom, Paris, **53**, 118 p.
- TAYLOR L. R., KALMUS H., 1954. Dawn and dusk flight of *Drosophila*. *Nature*, **174**, 221.
- TIMOFEEF-RESSOWSKY N. W., TIMOFEEF-RESSOWSKY H. A., 1940. Population genetische Versuche an *Drosophila*. *Z. ind. Abst. Vererbl.*, **79**, 28-49.
-

UTILISATION DE QUELQUES MÉTHODES
D'ANALYSE MULTIVARIABLE
DANS L'ÉTUDE MORPHOMÉTRIQUE
DU CRIQUET *LOCUSTA MIGRATORIA CINERASCENS* FAB. :
PHASES ET ACTION DU GAZ CARBONIQUE

P. MINATO, G. NICOLAS et Suzel FUZEAU-BRAESCH

Université de Paris-Sud,
U. E. R. de Biologie,
Faculté des Sciences, bât. 440-443,
91 Orsay

RÉSUMÉ

Les méthodes d'analyse multivariable utilisées permettent d'établir, tant en ce qui concerne la forme que le dimorphisme sexuel de taille, les distinctions phasaires chez *Locusta migratoria cinerascens* et de décrire les effets du traitement larvaire quotidien par le gaz carbonique (1 mn/24 h) chez les larves élevées en groupement. Une très bonne concordance est observée dans les résultats obtenus par les différentes méthodes. Les criquets traités par le CO₂ sont morphologiquement très proches des témoins élevés en isolement ; ils s'en distinguent essentiellement par leur dimorphisme sexuel de taille. Un classement effectué à l'aide de la fonction discriminante de Fisher indique que 83 p. 100 (en moyenne) des criquets + CO₂ peuvent être classés dans la population des témoins isolés.

L'analyse de dispersion et l'analyse en composantes principales donnent essentiellement des indications sur le dimorphisme sexuel de taille ; la taille, en constituant le principal facteur de variation, masque, en partie, les informations relatives à la forme dont les meilleures indications sont retirées au niveau de l'analyse factorielle des correspondances. Cette dernière analyse, grâce au principe barycentrique, rend possible les associations variables — populations que l'on tente d'interpréter en fonction du comportement.

L'intérêt pratique des études morphométriques est discuté.

INTRODUCTION

Il est actuellement très bien connu que, sous l'influence des effets combinés de la densité et du milieu, les Acridiens migrants se présentent sous des formes différentes dont les extrêmes furent longtemps considérés comme des entités taxo-

nomiques distinctes. Entre ces formes extrêmes, auxquelles on a attribué les noms de phase solitaire et de phase grégaire (UVAROV, 1921), et qui se différencient tant par leur comportement, leur pigmentation, leur morphologie que par leur physiologie (voir revues de UVAROV, 1966 ; ALBRECHT, 1967 ; JOLY, 1968), il existe une série continue d'intermédiaires : ce sont les animaux dits « transiens ».

Sous des conditions constantes du milieu, c'est la densité des populations qui, par l'intermédiaire des messages sensoriels agissant sur le système endocrine, est à l'origine de la différenciation phasaire.

Deux des auteurs ont précédemment montré que le traitement quotidien par le gaz carbonique inhibe, ou atténue, les effets du groupement pour l'ensemble des caractères étudiés (FUZEAU-BRAESCH, 1968 ; NICOLAS et FUZEAU-BRAESCH, 1968 ; NICOLAS, CASSIER et FAIN-MAUREL, 1969 ; NICOLAS, 1972 *a* et *b* ; GILLET, NICOLAS et FUZEAU-BRAESCH, 1972).

Le but de ce travail est de préciser les effets du CO_2 sur la morphologie du criquet élevé en groupement. Des études préliminaires, entreprises à l'aide des rapports morphométriques classiquement utilisés en acridologie, indiquent que les criquets traités par le gaz carbonique ont une forme identique ou très proche de celle des individus élevés en isolement, par contre, le dimorphisme sexuel les situe en position intermédiaire entre ces derniers et les témoins élevés en groupement (NICOLAS, 1973). L'utilisation de méthodes d'analyse multivariable, peu utilisées par les acridologues (voir mise au point de BLACKITH, 1971), doit permettre de mettre en évidence les principaux facteurs de variation et les différences ou ressemblances entre les lots expérimentaux, d'apprécier les proximités entre les populations et entre les individus ainsi que leur dispersion.

Ce travail doit aussi donner des indications sur une nouvelle méthode d'analyse (analyse des correspondances) et permettre de comparer et discuter les résultats ressortant de l'emploi simultané de plusieurs types d'analyse multivariable.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — Conditions biologiques des élevages

La souche de *Locusta migratoria cinerascens* est originaire de Castel Sardo (Sardaigne).

Issus d'une lignée grégaire, les criquets sont, dès l'éclosion, répartis en quatre lots :

1° témoins groupés de l'élevage de masse : plusieurs centaines de larves nouveau-nées dans une cage de $40 \times 40 \times 40$ cm., environ 350 animaux au quatrième stade larvaire, 150 adultes.

2° témoins groupés élevés à la même densité que les criquets soumis aux effets du CO_2 . Enceintes de 1 litre, 25 criquets de la naissance au début du troisième stade, 18 jusqu'au début du cinquième, puis 10.

3° groupés + une minute de $\text{CO}_2/24$ heures. Les traitements sont interrompus à la mue imaginale.

4° témoins isolés (enceintes de 1 litre) dans une pièce distincte de celle contenant les criquets des trois lots précédents, ceci afin d'éviter toute action d'une éventuelle phéromone pouvant influencer sur les caractéristiques morphométriques (GILLET, 1968).

Tous les animaux sont élevés en photo et thermopériodes de 12 heures. Pour les lots 2, 3 et 4, la température est de $35^\circ\text{C} \pm 1^\circ$ le jour et de $24^\circ\text{C} \pm 1^\circ$ la nuit ; pour le lot 1, il existe, pendant la période chauffée, à l'intérieur des cages, un gradient de température allant de 31 à $40^\circ\text{C} \pm 1^\circ$. L'hygrométrie relative ambiante varie de 50 à 75 p. 100.

Selon les points de référence indiqués par ZOLOTAREVSKY (1933), quatre mensurations sont

réalisées sur chaque animal : la longueur de l'élytre droit (E), du fémur droit (F), du pronotum (P) et de l'épaisseur de la tête (C).

En ce qui concerne les individus des lots 3 et 4, il a été tenu compte du type pigmentaire afin de réaliser une comparaison entre individus verts et non verts.

2. — Méthodes mathématiques

(BENZECRI, 1965 ; BLACKITH et REYMENT, 1971 ; LACHENBRUCH et MICKEY, 1968 ;
LEBART et FENELON, 1971 ; MORISSON, 1967)

a) Analyse de dispersion.

A partir de m variables mesurées, formant le vecteur X , on cherche à distinguer au mieux p populations connues *a priori*, en déterminant k nouvelles variables appelées variables canoniques (VC), combinaisons linéaires des précédentes, de la forme $a'X$. $a'X$ désigne le produit scalaire

des vecteurs a et X : c'est la variable $\sum_{k=1}^m a_k X_k$. Les solutions sont les k premiers vecteurs propres

vérifiant l'équation $(B - \lambda W)a = 0$, où λ est la valeur propre associée et où B (respectivement W) est la matrice des covariances intergroupes (resp. intragroupes). Ces vecteurs engendrent des axes qui rendent maximale la variabilité intergroupe par rapport à la variabilité intragroupe. Ils sont orthogonaux par la métrique de W^{-1} ; ainsi, après transformation dans ce nouveau système de coordonnées dans lequel on représente les moyennes des p groupes, la distance géométrique mesure en fait la distance généralisée de Mahalanobis. De plus, à partir de ces distances, on peut obtenir une typologie des populations analysées en réalisant une classification automatique par exemple à l'aide de l'ultramétrie supérieure minima (dendrogramme).

b) Analyse en composantes principales.

Nous disposons d'un échantillon de n individus, sur lesquels on a mesuré m variables X_i . On peut représenter chaque individu dans l'espace R^m : ses coordonnées étant les résultats des mesures. Mais dès que m est grand, le nuage des points représentatifs n'est plus visualisable. De plus, les corrélations entre variables déforment son image. Aussi cherche-t-on un nouveau système de coordonnées donnant une image plus lisible, où chaque axe correspond à un maximum de variabilité. A partir de la matrice de covariance Σ , on détermine de nouvelles variables : les composantes principales (CP), combinaisons linéaires (de la forme $a'X$ où a est normé) de variances maxima, la première composante principale (CP_1) est celle qui possède la variance maximum parmi toutes les combinaisons possibles ; puis de la même façon CP_2 , mais parmi les combinaisons linéaires des variables X_i qui ne sont pas corrélées avec CP_1 , et ainsi de suite.

Les solutions du problème seront les vecteurs propres de Σ , les valeurs propres associées sont les variances des composantes principales. Celles-ci sont orthogonales au sens géométrique et au sens statistique ; la non corrélation se traduisant par l'indépendance dans le cas d'une distribution multinormale des variables de départ.

La meilleure représentation au sens de la variance du nuage des individus dans un espace de dimension réduite k est alors obtenue par projection orthogonale dans le sous-espace engendré par les k premières composantes principales.

En fait, notre analyse diffère de ce cas général, elle est faite sur la matrice des corrélations et non sur celle des covariances ; c'est-à-dire que nous réduisons les variables en les divisant par l'écart-type.

c) Analyse factorielle des correspondances.

Comme dans l'analyse en composantes principales, on recherche la meilleure représentation possible du nuage des individus dans un sous-espace de dimension k , mais le critère d'optimalité n'est plus celui de variance maximum. En effet, on affecte des « poids » aux individus (forme d'inertie S) et on se donne une distance (métrique M), différents de ceux utilisés en analyse en composantes principales.

Dans le cas des CP, tous les « poids » sont égaux, et la distance entre deux individus est la distance euclidienne pour leurs coordonnées.

Dans l'analyse des correspondances, le poids affecté à un individu est la somme de ses caractères, ici la taille T , et l'on ne s'intéresse qu'à la distance entre profils qui sont les vecteurs des caractères divisés par la taille soit (E/T , F/T , C/T , P/T) et cette distance est celle du X^2 centré par rapport à la loi marginale des m caractères. La notion de la moyenne est alors remplacée par

celle du centre de gravité, et la notion de variance par celle d'inertie ; de même, à la matrice Σ correspond la matrice d'inertie (SoM).

Le problème revient à chercher les k premières valeurs propres et vecteurs propres de la matrice d'inertie qui engendrent le sous-espace cherché. Les axes sont alors appelés facteurs. En raison du choix de la métrique et de la forme d'inertie, il y a dualité entre individus et caractères. Cette symétrie permet, en prenant certaines précautions, de représenter les nuages des individus et des caractères dans le même espace factoriel et de mettre les deux en relation grâce au principe barycentrique.

d) *Classement et fonction discriminante à deux populations.*

On dispose cette fois de deux échantillons témoins, correspondant à deux populations P_1 et P_2 et de m mesures sur chaque individu. Ayant de plus un individu test dont on ignore s'il appartient à P_1 ou bien à P_2 , on cherche une règle de décision pour l'affecter à l'une ou l'autre des deux populations, qui rende le risque d'une erreur de classement aussi petit que possible. Sous l'hypothèse que les m variables sont distribuées selon une loi multinormale et que les deux populations sont *a priori* équiprobables, la solution est obtenue en calculant la fonction discriminante de Fisher ; c'est, à un terme constant près, la combinaison linéaire des m variables qui rend minimum la probabilité d'affecter à tort un individu de P_1 (resp. P_2) à P_2 (resp. P_1). Il existe plusieurs techniques pour estimer cette probabilité, nous pouvons citer les deux plus classiques : par resubstitution, c'est-à-dire en reclassant les individus des échantillons témoins, ou à l'aide de la distance de Mahalanobis. L'individu test est ensuite affecté à P_1 si la fonction de Fisher prend une valeur négative, à P_2 sinon.

3. — Terminologie

La *taille* T des spécimens est évaluée par la somme $E + F + C + P$; le *profil* est le vecteur $(E/T, F/T, P/T, C/T)$. Un *facteur de taille* est une combinaison linéaire dont les coefficients sont tous de même signe ; par opposition, un *contraste de forme* est une combinaison linéaire où les coefficients n'ont pas le même signe et sont d'importance inégale.

DONNÉES NUMÉRIQUES

429 criquets sont mesurés ; leur répartition est indiquée dans le tableau 1.

TABEAU I

Répartition des criquets ayant servi aux mesures

	Témoins groupés (lot 1)	Témoins groupés (lot 2)	Groupés + CO ₂ (lot 3)		Témoins isolés (lot 4)	
			verts	non verts	verts	non verts
♂	52	38	48	18	19	55
♀	51	35	39	21	20	34
♂ + ♀	103	73	125		128	

Les moyennes des variables et leur écart-type sont rassemblés dans le tableau 2.

Des observations préliminaires (histogrammes et tests de X^2) montrent que les variables sont approximativement distribuées selon une loi normale.

TABLEAU 2

Moyenne et écart-type de la longueur de l'élytre droit (E), du fémur droit (F), du pronotum (P) et de l'épaisseur de la tête (C) pour les douze populations expérimentales

			E	F	C	P
Groupés (lot 1)	♀		44,6 ± 1,47	24,6 ± 1,06	7,38 ± 0,20	8,39 ± 0,35
	♂		40,2 ± 1,73	22,3 ± 1,00	6,57 ± 0,26	7,65 ± 0,37
Groupés (lot 2)	♀		46,0 ± 1,42	25,4 ± 0,96	7,49 ± 0,24	8,81 ± 0,44
	♂		40,4 ± 1,71	22,6 ± 1,03	6,56 ± 0,24	7,77 ± 0,31
Groupés + CO ₂	Verts	♀	43,4 ± 1,81	25,7 ± 0,85	7,18 ± 0,25	8,96 ± 0,41
		♂	37,5 ± 1,36	22,1 ± 0,76	6,06 ± 0,24	7,68 ± 0,30
	Non verts	♀	43,5 ± 1,45	25,5 ± 0,78	7,16 ± 0,27	8,87 ± 0,42
		♂	37,6 ± 1,26	22,0 ± 0,89	6,12 ± 0,22	7,78 ± 0,36
Isolés	Verts	♀	45,5 ± 1,92	27,3 ± 0,71	7,67 ± 0,18	9,82 ± 0,58
		♂	38,3 ± 1,21	22,7 ± 0,78	6,26 ± 0,15	8,40 ± 0,39
	Non verts	♀	45,2 ± 1,85	26,7 ± 1,48	7,50 ± 0,24	9,82 ± 0,46
		♂	37,6 ± 1,91	22,3 ± 0,97	6,13 ± 0,23	8,07 ± 0,38

RÉSULTATS

I. — Analyse de dispersion

L'analyse de dispersion permet de mesurer les distances moyennes entre populations. Effectué par d'autres auteurs, et par des méthodes quelque peu différentes, le calcul des distances généralisées a permis chez les Acridiens tant la mise en évidence de différences interspécifiques (ALBRECHT et BLACKITH, 1957 ; BLACKITH et VERDIER, 1960) que de différences intraspécifiques (ALBRECHT et BLACKITH, 1957 ; BLACKITH et VERDIER, 1960 ; STOWER, DAVIES et JONES, 1960 ; SYMMONS, 1969).

Notre type d'étude présente, par rapport à certains travaux des auteurs cités ci-dessus, l'avantage de permettre le calcul des coordonnées moyennes des populations dans les axes canoniques et de positionner directement, dans les graphiques, les divers groupes étudiés sans avoir recours aux distances généralisées de Mahalanobis. De plus, on obtient l'expression des variables canoniques (VC) en fonction des variables de départ. Nous avons choisi, parmi les méthodes possibles, celle qui utilise les composantes principales de la matrice de W ; elle permet de simplifier l'interprétation des VC.

Les tests d'égalité des moyennes des parties du corps mesurées, réalisés sur les douze populations par quatre analyses de variances séparées, indiquent (tabl. 3) que les différences sont très largement significatives. Nous devrions donc, en tenant compte simultanément des 4 variables, séparer, sinon toutes, du moins certaines populations expérimentales.

TABLEAU 3

Analyse des variances pour chaque variable
 Nombre de degrés de liberté : 11 et 417

	CMT	CME	F
E	404	2,69	180***
F	124	0,96	128***
C	13,0	0,05	237***
P	19,5	0,15	127***

*** : significatif au seuil de 0,005

CMT : carré moyen traitement

CME : carré moyen erreur

F : valeur de Fisher

TABLEAU 4

Matrice des corrélations intrapopulations W

	E	F	C	P
E	1,00	0,50	0,48	0,37
F	0,50	1,00	0,61	0,50
C	0,48	0,61	1,00	0,52
P	0,37	0,50	0,52	1,00

TABLEAU 5

Matrice des corrélations interpopulations B

	E	F	C	P
E	1,00	0,91	0,99	0,77
F	0,91	1,00	0,93	0,95
C	0,99	0,93	1,00	0,80
P	0,77	0,95	0,80	1,00

TABLEAU 6

Composantes principales (CP) de W : expression en fonction des variables

	CP ₁	CP ₂	CP ₃
P. 100 de variance	62,5	15,7	12,1
E	0,46	— 0,75	— 0,47
F	0,53	— 0,03	0,48
C	0,53	0,09	0,46
P	0,47	0,66	— 0,58

TABLEAU 7

Variables canoniques en fonction des composantes principales de W

	VC ₁	VC ₂	VC ₃
CP ₁	0,91	0,37	0,10
CP ₂	— 0,16	0,70	— 0,26
CP ₃	0,09	— 0,27	0,76

TABLEAU 8

Variables canoniques en fonction des variables de départ

	VC ₁ 76 %	VC ₂ 22 %	VC ₃ 2 %
E	0,39	— 0,39	— 0,30
F	— 0,02	0,56	1,23
C	0,76	— 0,63	— 0,16
P	0,02	0,96	— 0,75

Remarquons que les coefficients des corrélations interpopulations B sont tous positifs et très élevés (tabl. 5) ils sont supérieurs à ceux observés dans la matrice intrapopulation W (tabl. 4).

La première CP (CP_1) est peu différente de 0,5 fois ($E + F + C + P$) (tabl. 6). Du tableau 8, il ressort que les coefficients des variables F et P pour la première variable canonique (VC_1) sont négligeables et que E et C ont des coefficients de même signe. Nous avons vu que la première composante principale de W (tabl. 6) est approximativement 0,5 fois la taille, comme par ailleurs CP_1 intervient de façon prépondérante dans la constitution de VC_1 (tabl. 7), celle-ci peut être considérée comme un facteur relié à la taille T. L'examen des autres variables canoniques ne fait pas apparaître des associations mais des oppositions entre groupes de variables. Ainsi, VC_2 oppose E et C à F et P, ces dernières étant prédominantes. VC_3 oppose F à toutes les autres variables, mais essentiellement à P ; VC_2 et VC_3 apparaissent donc comme des contrastes de forme.

TABLEAU 9

*Valeur des moyennes, des douze populations,
exprimées dans le système des variables canoniques*

			VC_1	VC_2	VC_3
Groupés (lot 1)		♀	2,52	— 1,81	— 0,04
		♂	— 1,04	— 1,73	— 0,10
Groupés (lot 2)		♀	3,20	— 0,99	— 0,22
		♂	— 1,01	— 1,33	— 0,04
Groupés + CO_2	Verts	♀	1,63	0,93	0,48
		♂	— 3,26	0,18	0,40
	Non verts	♀	1,59	0,67	0,52
		♂	— 3,04	0,21	0,02
Isolés	Verts	♀	3,68	2,16	— 0,22
		♂	— 2,44	1,53	— 0,58
	Non verts	♀	3,20	2,28	0,40
		♂	— 3,00	1,02	— 0,23

Le tableau des valeurs pour les 12 populations (tabl. 9), ainsi que les figures 1 et 2, indiquent que la première VC sépare nettement les ♂ des ♀ ; la deuxième VC oppose les individus témoins élevés en groupement à ceux qui sont élevés en isolement ainsi qu'aux criquets soumis aux effets du CO_2 ; la troisième VC oppose les animaux de cette dernière population aux deux populations précédentes.

Le diagramme de la figure 1 rend compte (tabl. 8) de la quasi totalité des distances entre les divers groupes expérimentaux. L'axe 1, qui est surtout un facteur de taille, met en évidence le dimorphisme sexuel. Chez les individus soumis à l'action du CO_2 , notons une réduction de la taille qui, par rapport aux témoins élevés en

groupement, est nettement plus importante chez les ♂ que chez les ♀. Les criquets traités par le gaz carbonique se distinguent des individus témoins groupés des lots 1 et 2 et tendent à se rapprocher des témoins isolés, tant par leur dimorphisme sexuel

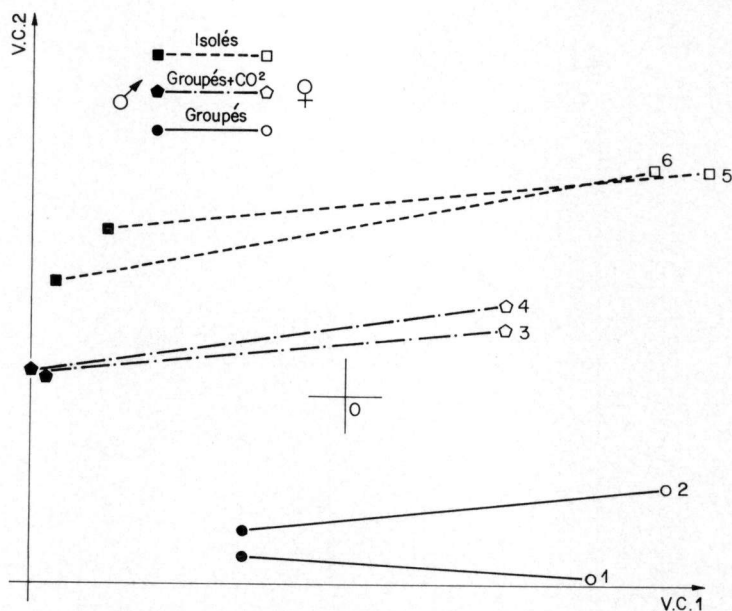


FIG. 1. — Analyse de dispersion sur les 12 populations expérimentales

VC₁ : taille (mise en évidence du dimorphisme sexuel)

VC₂ : contraste de forme (opposition de E et C à F et P)

1 : témoins groupés de l'élevage de masse

2 : témoins groupés élevés à la même densité que les groupés + CO₂

3 : groupés + CO₂ non verts (homochromes ou tendant vers l'homochromie)

4 : groupés + CO₂ verts

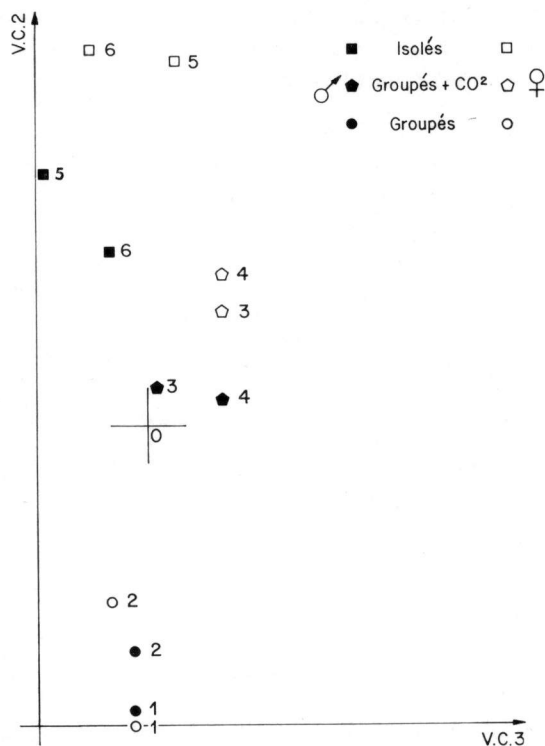
5 : témoins isolés verts

6 : témoins isolés non verts.

qui croît que par leurs ordonnées sur l'axe 2 qui rendent compte du contraste de forme résultant de l'opposition E et C à F et P. Notons que, par rapport aux populations témoins, la position relative des groupés + CO₂ est identique chez les ♂ et chez les ♀.

La troisième VC a statistiquement un pouvoir discriminatif très faible ; observons toutefois qu'elle oppose le lot 3 aux autres lots expérimentaux (fig. 2), elle semble indiquer que le CO₂ possède une action spécifique au niveau de l'opposition F—P.

Des figures 1 et 2, il ressort que les témoins groupés des lots 1 et 2 sont sensiblement identiques, ainsi que les individus verts et non verts distingués chez les criquets groupés + CO₂ et chez les témoins isolés. Aussi, il n'a plus été tenu compte de ces distinctions. Une nouvelle analyse de dispersion réalisée à partir des 6 populations ainsi obtenues a donné des résultats similaires. A l'aide des distances de Mahalanobis ainsi calculées, un dendrogramme a été construit par l'ultramétrie supérieure minima. Il fait apparaître (fig. 3), d'une façon différente, les écarts entre lots expérimentaux. Nous retrouvons les proximités groupés + CO₂ et témoins isolés.

FIG. 2. — *Analyse de dispersion sur les douze populations expérimentales*

VC₂ et VC₃ : contrastes de forme
 VC₂ : opposition de E et C à F et P;
 VC₃ : opposition de F à P

Autres légendes : voir fig. 1

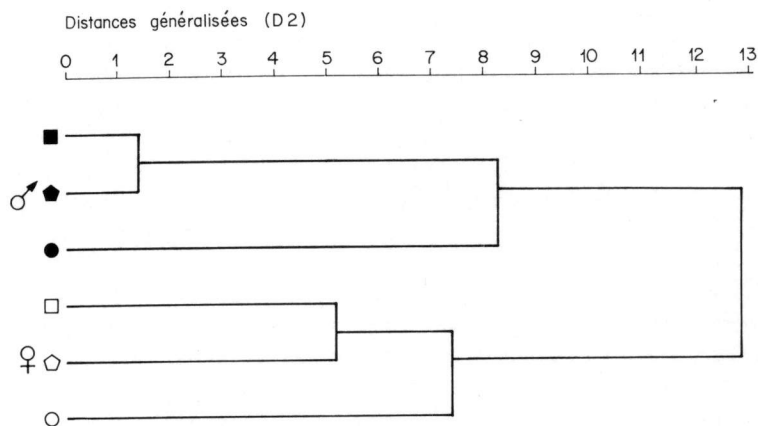


FIG. 3. — *Analyse de dispersion sur six populations expérimentales. (Regroupement des témoins des lots 1 et 2 ainsi que des individus verts et non verts). Dendrogramme faisant apparaître les écarts entre lots expérimentaux.*

Symboles : voir fig. 1 et 2

En définitive, l'analyse de dispersion fait apparaître que la solitarisation moyenne des animaux soumis aux effets du CO_2 est incomplète. Ce résultat demande à être précisé en considérant la répartition des individus à l'intérieur des populations expérimentales, la proximité de ces populations et non plus les distances moyennes entre lots expérimentaux. D'autre part, la première VC ne donne qu'une idée partielle de la taille, du dimorphisme sexuel. L'analyse en composantes principales devrait permettre, conformément à ce qui en est connu (BLACKITH et REYMENT, 1971), de compléter les résultats précédents.

2. — Analyse en composantes principales

La matrice des corrélations, calculée sur tout l'échantillon, ne comporte que des coefficients positifs de valeur élevée, qui traduisent des fortes liaisons entre les variables (tabl. 10).

TABLEAU 10

Matrice de corrélations

	E	F	C	P
E	1	0,82	0,90	0,68
F	0,82	1	0,86	0,84
C	0,90	0,86	1	0,74
P	0,68	0,84	0,74	1

Les vecteurs de base d'un repère cartésien représentant ces variables, compte tenu du fait de ces corrélations, forment donc un faisceau avec de faibles angles entre eux. Si, dans ce repère, on représentait le nuage des points de l'échantillon, il apparaîtrait très fortement allongé selon une direction traduisant la partie commune à ces variables et que l'on s'attend à retrouver avec la première composante principale (CP_1).

TABLEAU 11

Expression des composantes principales en fonction des variables

	CP_1	CP_2	CP_3	CP_4
p. 100 de la variance	86	9	3	2
E	0,50	— 0,54	— 0,37	— 0,56
F	0,51	0,18	0,80	— 0,25
C	0,51	— 0,34	— 0	0,79
P	0,47	0,74	— 0,47	0,01

La première composante principale représente (tabl. 11) une part considérable de la variance (86 p. 100). Très fortement corrélée avec toutes les variables (tabl. 12), elle est peu différente de 0,5 ($E + F + C + P$) (tabl. 11), c'est-à-dire de la taille

TABLEAU 12

Coefficients de corrélation avec les variables

	CP ₁	CP ₂	CP ₃	CP ₄
E	0,92	— 0,33	— 0,13	— 0,16
F	0,95	0,10	0,26	— 0,07
C	0,95	— 0,20	— 0	0,23
P	0,88	0,44	— 0,15	0

affectée du coefficient un demi. Elle traduit donc bien, dans ce type d'analyse, la croissance globale des individus. Contrairement à CP₁, les autres CP ont des coefficients des deux signes et d'importance inégale, comme VC₂ et VC₃, elles donnent des indications sur la forme. Remarquons que, par rapport aux VC, les CP opposent les mêmes groupes de variables mais l'importance relative de chacune d'elles est différente. Ainsi CP₂, comme VC₂, oppose E et C à F et P ; l'opposition est ici essentiellement le fait de E et P ; de C et P pour VC₂. De même CP₃ marque, comme VC₃, l'opposition de F à E et P qui ont ici des coefficients sensiblement d'égale importance. Ainsi donc, pour ce qui a trait aux contrastes de forme ceux-ci sont légèrement différents de ceux qui sont mis en évidence par l'analyse de dispersion.

CP₃ et CP₄ n'absorbant que 3 p. 100 et 2 p. 100 de la variance, elles ne jouent qu'un faible rôle dans la séparation des lots expérimentaux.

Dans les projections sur les plans principaux, les témoins groupés des lots 1 et 2 paraissant identiques, ces lots ont été regroupés, ainsi que les lots de criquets verts et non verts, afin de ne pas surcharger les figures. Les individus verts paraissent toutefois légèrement plus solitaires que ceux qui sont homochromes ou qui tendent vers l'homochromie. L'axe 1 (fig. 4 et 5) fait apparaître deux ensembles de groupes distincts : les ♂ et les ♀ ; à l'intérieur de chaque ensemble, trois sous-groupes correspondant aux témoins groupés, groupés + CO₂ et témoins isolés. La première CP, comme la première VC, donne donc des indications sur le dimorphisme sexuel. CP₁ fait nettement apparaître que si les individus ♂ traités par le CO₂ ont une taille peu différente de celle des témoins isolés (chevauchements très nets des nuages des populations), il existe par contre, pour ce critère, une grande différence entre les femelles des deux lots. Ainsi donc, le dimorphisme sexuel des groupés + CO₂, intermédiaire entre celui des criquets témoins groupés et isolés, est essentiellement le fait des femelles. Combinées à CP₁, CP₂ et CP₃ permettent de séparer nettement les témoins groupés des criquets groupés + CO₂ qui sont très proches des témoins élevés en isolement. Les projections sur CP₂ ne sont interprétables qu'après séparation des mâles et des femelles ; par contre, les deux sexes se situent de façon symétrique par rapport à CP₃ qui, rappelons-le, exprime un très faible pourcentage de la variance par rapport à CP₁.

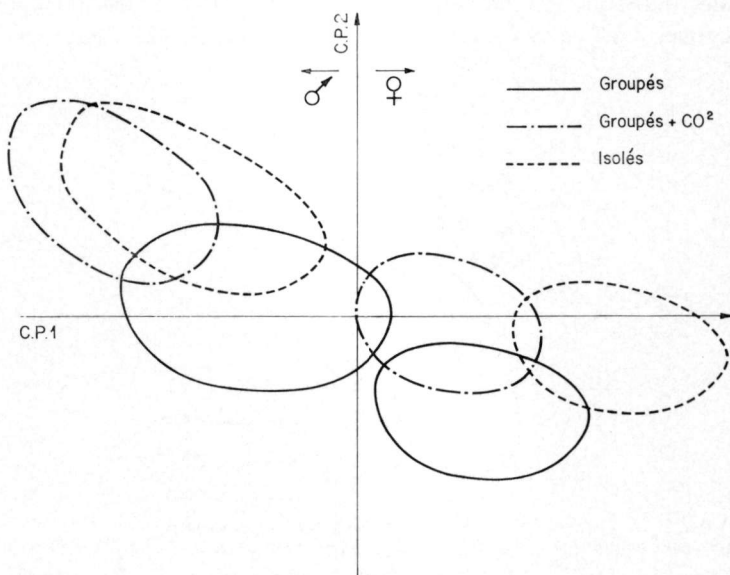


FIG. 4. — Analyse en composantes principales.
Nuages des individus des populations témoins groupés, groupés + CO_2 , témoins isolés

CP₁ : taille (mise en évidence du dimorphisme sexuel).

CP₂ : contraste de forme (opposition de E et C à F et P, essentiellement de E à P)

Remarque : les représentations graphiques faisant intervenir CP₁ sont obtenues après homothétie afin de compenser le très grand allongement de cet axe.

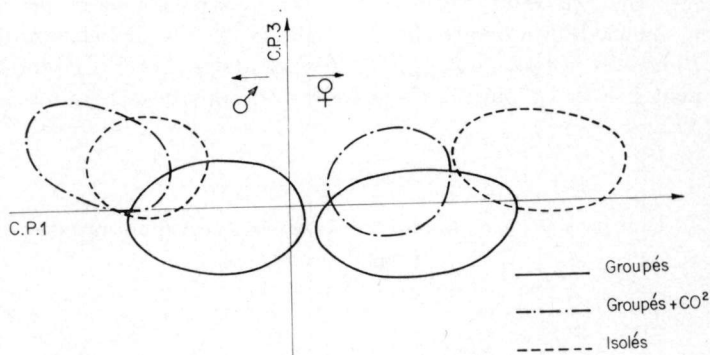


FIG. 5. — Analyse en composantes principales.
Nuages des individus des populations témoins groupés, groupés + CO_2 , témoins isolés

CP₁ : taille ;

CP₃ : contraste de forme

(opposition de F à E et P)

Même remarque que pour la figure 4

Lorsque l'on combine CP_2 et CP_3 (fig. 6) et que l'on ne tient donc compte que des contrastes de forme, on met bien en évidence, quel que soit le sexe, la grande similitude des individus groupés soumis aux effets du CO_2 et des témoins isolés.

Notons que, dans ce cas, c'est la première bissectrice qui sépare les mâles des femelles.

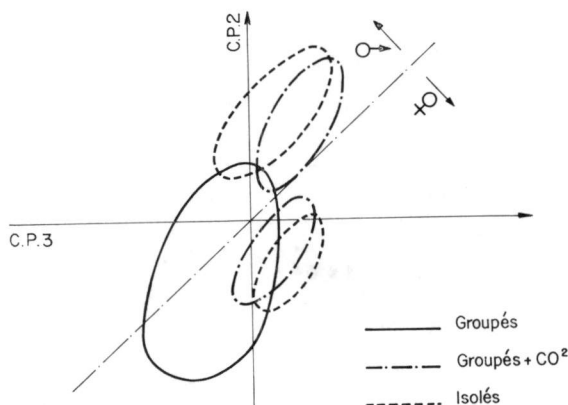


FIG. 6. — Analyse en composantes principales.
Nuages des individus des populations témoins groupés, groupés + CO_2 , témoins isolés
 CP_2 et CP_3 : contrastes de forme
(voir fig. 4 et 5)

Deux analyses sont faites sur les sexes séparés afin d'éliminer, en partie, les variations de taille. La variance expliquée par les contrastes de forme est notablement accrue (tabl. 13 et 14). Si, pour ces analyses, on effectue les représentations graphiques, elles confirment la ressemblance des formes entre groupés + CO_2 et témoins isolés. De cette étude faite sur les sexes séparés il ressort que les CP n'ont pas la même valeur discriminante chez les mâles et chez les femelles (tabl. 13 et 14). En effet, CP_1 restant la taille, CP_2 oppose chez les mâles E et C à P, chez les femelles essentiellement E à P. De plus, il y a entre les deux analyses permutation des composantes 3 et 4.

TABLEAU 13

Expression des composantes principales en fonction des variables
Criquets mâles

	CP_1	CP_2	CP_3	CP_4
P. 100 de la variance	58	25	11	7
E	0,54	— 0,42	— 0,36	— 0,64
F	0,53	0,28	0,77	— 0,18
C	0,56	— 0,33	— 0,09	0,74
P	0,32	0,80	— 0,50	— 0,04

Les analyses en composantes principales confirment donc les résultats obtenus par l'analyse de dispersion et permettent de visualiser la position des animaux autour des points moyens de chaque population.

TABLEAU 14

Expression des composantes principales en fonction des variables
Criquets femelles

	CP ₁	CP ₂	CP ₃	CP ₄
P. 100 de la variance	64	20	10	6
E	0,43	— 0,70	— 0,53	— 0,19
F	0,54	0,33	— 0,25	0,73
C	0,51	— 0,29	0,80	0,02
P	0,50	0,55	— 0,10	— 0,66

Dans les deux cas, le principal facteur de variation entre lots expérimentaux est la taille ; son importance est bien mise en évidence par CP₁ (86 p. 100 de la variance). Aussi, dans le troisième type d'analyse, nous éliminerons le facteur taille pour ne nous intéresser qu'à la forme des individus.

3. — *Analyse des correspondances*

Bien que l'on soit assez loin du cadre d'application initial de l'analyse des correspondances et que le faible nombre des variables ne la rende pas efficace *a priori*, il a paru souhaitable de l'utiliser ici, seule la forme des criquets faisant l'objet de nos préoccupations. Ce type d'analyse permet de dissocier la taille et la forme et de ne considérer que les profils. La distance entre individus est mesurée par les distances entre profils.

TABLEAU 15

Coordonnées des variables dans le système des axes factoriels

	Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3
Inertie (p. 100)	71	20	9
E	— 2,28	+ 0,28	— 0,30
F	+ 2,52	— 1,53	— 0,31
C	— 0,37	— 0,32	+ 3,04
P	+ 4,37	+ 3,22	— 0,05

TABLEAU I6

Contributions relatives à l'inertie

	Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3
E	0,97	0,02	0,01
F	0,72	0,26	0,01
C	0,01	0,01	0,97
P	0,64	0,35	0

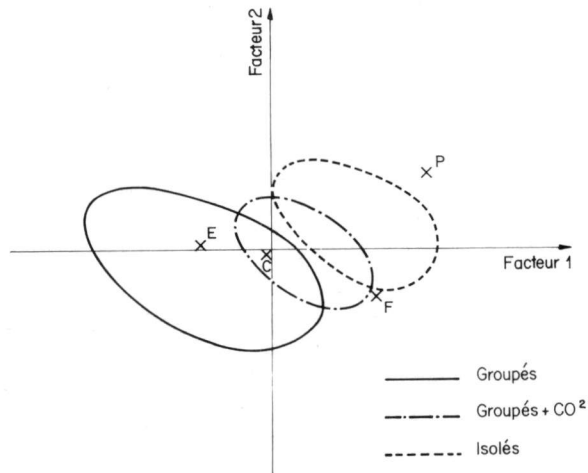


FIG. 7. — Analyse factorielle des correspondances. Représentation des variables et des nuages des individus des populations témoins groupés, groupés + CO₂, témoins isolés, dans le plan des facteurs 1-2

E : Elytre ;
 F : Fémur ;
 C : épaisseur de la tête ;
 P : pronotum

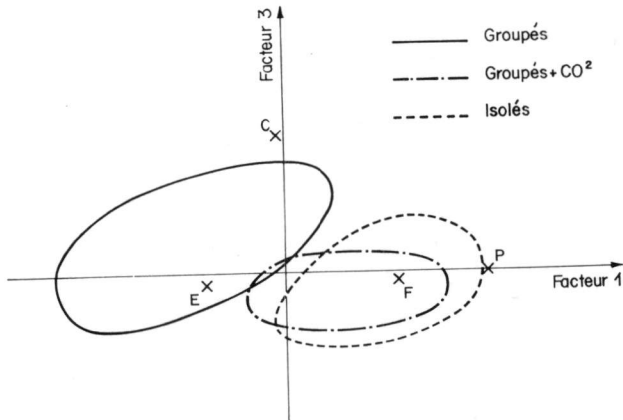


FIG. 8. — Analyse factorielle des correspondances. Représentation des variables et des nuages des individus des populations témoins groupés, groupés + CO₂, témoins isolés, dans le plan des facteurs 1-3

Autres légendes : voir fig. 7

Les figures 7 et 8 font apparaître deux ensembles distincts ; d'une part, les témoins groupés ; d'autre part, les groupés + CO₂ et les témoins isolés.

Le facteur 1, qui représente la part la plus importante de la variabilité à l'intérieur de chaque population, permet la meilleure discrimination entre ces deux ensembles : on peut l'appeler l'axe des phases. Le facteur 3 permet également une telle discrimination mais moins nettement que le facteur 1. D'autre part, ce facteur 3 n'a qu'une signification biologique restreinte par rapport au facteur 1, il n'absorbe que 9 p. 100 de l'inertie contre 71 p. 100 pour le facteur 1 (tabl. 15) ; de plus, seule la variable C intervient dans sa constitution (tabl. 16). La meilleure représentation graphique est donc obtenue dans le plan des facteurs 1-2 (fig. 7). La position intermédiaire des animaux traités par le CO₂ traduit une solitarisation incomplète.

Cette analyse confirme également que les témoins groupés élevés à la même densité que les criquets + CO₂ sont similaires aux témoins groupés de l'élevage de masse, les nuages se superposant par projection sur les plans factoriels. Une conclusion identique est retirée au niveau de la comparaison des individus verts-non verts.

Grâce au principe barycentrique, les grégaires sont associés à E et C, mais plus fortement à la première variable, les solitaires et les grégaires + CO₂ à P ; F est également plus proche de ces lots que du lot des grégaires.

En ce qui concerne des différences de profil entre sexes, on constate, à l'intérieur de chaque nuage, un fort mélange des mâles et des femelles, ce qui permet de conclure à la similitude de leurs profils, confirmée par l'examen des profils moyens (tabl. 17) (bien que, toutefois, le facteur 3 fasse apparaître une très légère distinction entre mâles et femelles).

TABLEAU 17

*Profil moyen des mâles et des femelles témoins groupés,
groupés + CO₂ et témoins isolés*

		E	F	C	P
		E + F + C + P	E + F + C + P	E + F + C + P	E + F + C + P
Groupés (lots 1 + 2)	♀	0,524 6	0,289 7	0,086 2	0,099
	♂	0,523 0	0,291 7	0,085 2	0,099
Groupés + CO ₂	♀	0,509 9	0,300 7	0,084 2	0,104
	♂	0,511 1	0,301 2	0,082 8	0,104
Témoins isolés	♀	0,505 7	0,300 0	0,084 4	0,109
	♂	0,507 0	0,300 0	0,082 7	0,109

4. — Classement et fonction discriminante à deux populations

L'analyse de dispersion a indiqué chez les criquets soumis aux effets du CO₂ une évolution moyenne incomplète vers le type solitaire. Les deux autres analyses, qui rendent compte de la répartition des individus à l'intérieur des populations expérimentales, montrent que le nuage des criquets + CO₂ chevauche les nuages

de criquets témoins groupés et isolés ; le chevauchement étant plus net avec les témoins isolés. Notre but est ici de préciser les résultats précédents en affectant les individus traités par le CO_2 à l'une ou l'autre des populations témoins. La qualité du classement est appréciée par la lecture des histogrammes construits d'après la valeur prise par la fonction discriminante de Fisher.

Le classement est effectué séparément sur les mâles et sur les femelles afin de réduire le risque d'erreur, car les différences mâles-femelles peuvent être supérieures aux différences dues à la densité, en particulier pour la distance de Mahalanobis.

Remarquons que la technique utilisée permet, par analogie avec la régression progressive, d'introduire progressivement les variables et d'en apprécier l'importance dans la discrimination.

En ne tenant compte que des populations des témoins groupés (P_1) et des témoins isolés (P_2), les tests d'égalité des moyennes (tests de Student), faits séparément sur chaque variable, indiquent que pour trois d'entre elles, tant chez les mâles (tabl. 18) que chez les femelles (tabl. 19), les différences sont significatives au seuil de 1 p. 100. En combinant les quatre variables, on s'attend donc à obtenir une bonne séparation entre ces deux populations. Remarquons, qu'entre P_1 et P_2 , la variable non significative diffère chez les mâles (F) et chez les femelles (E).

TABLEAU 18

Criquets mâles
Tests univariates d'égalité des moyennes
 P_1 : témoins groupés ; P_2 : témoins isolés

	Moyenne générale ($P_1 + P_2$)	Écart-type général	Moyenne de P_1 ($n = 90$)	Moyenne de P_2 ($n = 74$)	Test-univariate
E	39,13	2,14	40,26	37,75	9,14**
F	22,42	0,98	22,45	22,38	0,48
C	6,38	0,31	6,56	6,16	10,74**
P	7,90	0,44	7,70	8,16	— 7,78**

** Significatif au seuil de 0,01.

Il est intéressant de signaler que les calculs ont indiqué que parmi les quatre variables mesurées, la meilleure discrimination entre P_1 et P_2 est due à P et C dont l'ordre d'apparition varie en fonction du sexe (tabl. 20). Chez les femelles, F discrimine mieux que C ; chez les mâles, C l'emporte sur P.

Au moyen de la fonction discriminante de Fisher (tabl. 20), on a classé les individus des deux populations ayant servi à son calcul. Les individus de P_2 classés en P_1 , et vice versa, sont comptabilisés (tabl. 21). Les probabilités d'un mauvais classement ainsi estimées par resubstitution sont supérieures aux estimations théoriques faisant appel à la distance de Mahalanobis. En effet, les probabilités d'un mauvais classement sont :

TABLEAU 19

Criquets femelles
Tests univariates d'égalité des moyennes
P₁ : témoins groupés ; P₂ : témoins isolés

	Moyenne générale (P ₁ + P ₂)	Écart-type général	Moyenne de P ₁ (n = 86)	Moyenne de P ₂ (n = 54)	Test univariate
E	45,22	1,70	45,16	45,33	— 0,57
F	25,71	1,51	24,94	26,93	— 9,87**
C	7,48	0,24	7,42	7,57	— 3,67**
P	9,05	0,77	8,56	9,82	— 15,54**

** Significatif au seuil de 0,01.

TABLEAU 20

Fonction discriminante de Fisher:
coefficients et écart-type des coefficients des variables.
Ordre d'apparition des variables

		E	F	C	P	
♂	Coefficient	— 0,060	0,054	— 0,831	0,540	terme constant = 2,195
	Écart-type des coefficients	0,014	0,028	0,099	0,054	
	Ordre d'apparition	3	4	1	2	
♀	Coefficient	— 0,077	0,121	— 0,645	0,505	terme constant = 0,639
	Écart-type des coefficients	0,014	0,024	0,121	0,043	
	Ordre d'apparition	3	4	2	1	

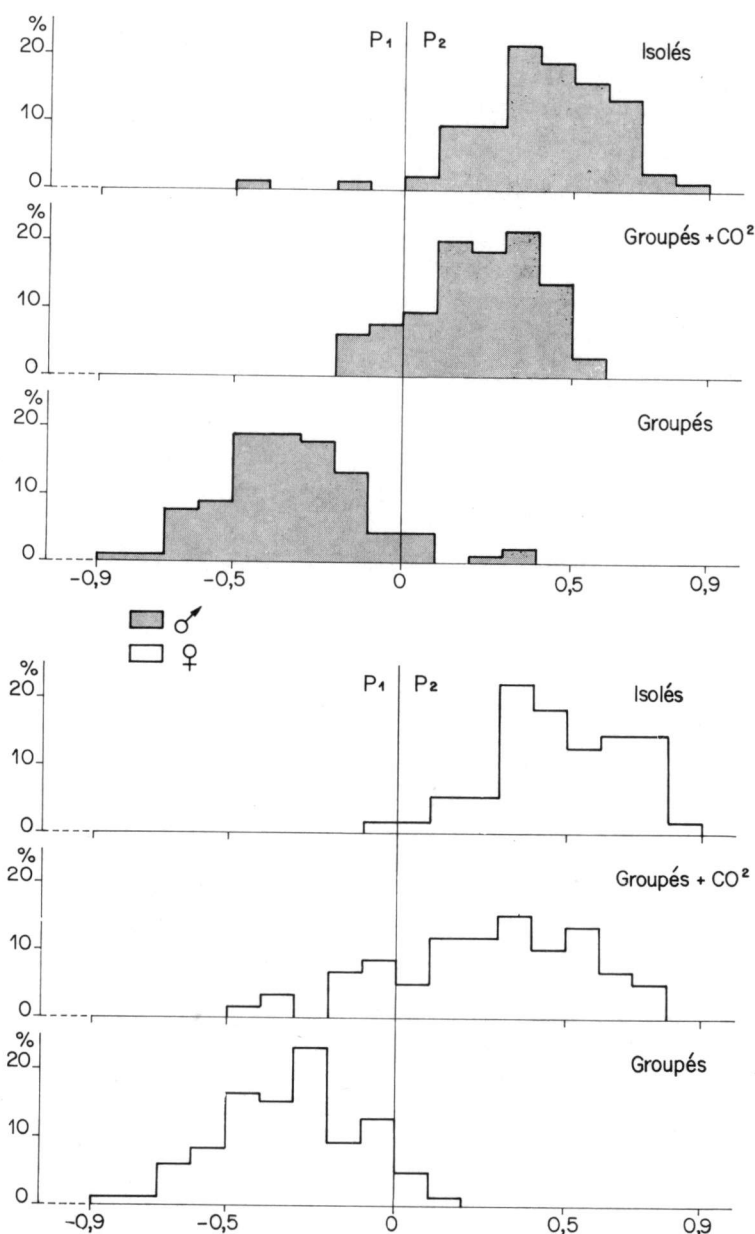


FIG. 9. — Fonction discriminante à deux populations: classement effectué séparément sur les mâles et sur les femelles. Histogrammes construits d'après la valeur prise par la fonction discriminante de Fisher (abscisses).

P₁ : individus groupés;
P₂ : individus isolés

1° par resubstitution :

- chez les mâles de 0,078 pour P_1 et de 0,027 pour P_2 , soit une probabilité moyenne de 0,052 ;
- chez les femelles de 0,069 pour P_1 et de 0,018 pour P_2 , soit une probabilité moyenne égale à 0,044 ;

2° à partir des distances de Mahalanobis :

- chez les mâles :
 - de 0,019, avec un D_2 entre échantillons = à 10,858 ;
 - de 0,022, avec une estimation sans biais = à 10,425 ;
- chez les femelles :
 - de 0,008, avec en D_2 entre échantillons = à 13,932 ;
 - de 0,010, avec une estimation sans biais = à 13,307 ;

Les différences entre ces deux estimations peuvent s'expliquer par la grande sensibilité de la méthode de resubstitution. Outre le chevauchement entre P_1 et P_2 (fig. 9), il existe une légère dyssymétrie des distributions accompagnée, dans certains cas (♂), du fait que quelques individus s'écartent nettement de la moyenne.

Le tableau 21 indique que 86,4 p. 100 des mâles et 79,7 p. 100 des femelles traités par le CO_2 peuvent être classés dans la population des témoins isolés. Les histogrammes de la figure 9 traduisant, selon la valeur de Fisher, la répartition des criquets à l'intérieur des populations expérimentales, montrent bien que des individus traités par le CO_2 sont très peu différents des criquets élevés en isolement.

TABLEAU 21

Fonction discriminante de Fisher :
classement des individus des populations expérimentales.

P_1 : criquets groupés ; P_2 : criquets isolés

		Classés en P_1 (p. 100)	Classés en P_2 (p. 100)
♂	Témoins groupés	$\frac{83}{90} = 92,2$	$\frac{7}{90} = 7,8$
	Témoins isolés	$\frac{2}{74} = 2,7$	$\frac{72}{74} = 97,3$
	Groupés + CO_2	$\frac{9}{66} = 13,6$	$\frac{57}{66} = 86,4$
♀	Témoins groupés	$\frac{80}{86} = 93,1$	$\frac{6}{86} = 6,9$
	Témoins isolés	$\frac{1}{54} = 1,8$	$\frac{53}{54} = 98,2$
	Groupés + CO_2	$\frac{12}{59} = 20,3$	$\frac{47}{59} = 79,7$

DISCUSSION

L'utilisation des méthodes d'analyse multivariable permet la mise en évidence des ressemblances et des différences entre populations expérimentales tant pour ce qui a trait à la forme qu'au dimorphisme sexuel de taille. Les représentations graphiques permettent d'apprécier la dispersion des individus, les proximités entre populations. Nous avons pu nous intéresser tant à la nature qu'à l'intensité des modifications morphométriques sous les effets de l'isolement et du traitement quotidien par le gaz carbonique.

Remarquons tout d'abord que, quel que soit le type d'analyse utilisé, il n'existe que très peu ou pas de différences entre les témoins groupés de l'élevage de masse et les témoins groupés élevés à la même densité que les criquets soumis aux effets du CO_2 . Les conditions densitaires utilisées sont donc bonnes pour mettre en évidence l'action du CO_2 .

En ce qui concerne la forme, dont nous tirons des indications tant au niveau de l'étude des contrastes de forme (analyse de dispersion, analyse en composantes principales) que des profils (analyse factorielle des correspondances), les meilleurs résultats sont obtenus par l'analyse des correspondances; pour les deux autres types d'analyse, la taille constitue le principal facteur de variation entre lots expérimentaux. L'étude des profils montre que, bien qu'il s'agisse d'une première génération d'isolement, les criquets témoins isolés se distinguent très nettement des criquets témoins groupés. La population des individus groupés traités par le CO_2 est très proche de la population des témoins élevés en isolement. La même observation est effectuée pour l'analyse en composantes principales lorsque l'on combine CP_3 et CP_2 et que l'on ne tient donc compte que des contrastes de forme. Cette solitarisation sous les effets du CO_2 , très nette, n'est cependant pas totale, les nuages des populations des groupés + CO_2 et des témoins isolés se chevauchant incomplètement. L'analyse de dispersion, qui rend possible la mesure des distances moyennes entre populations, peut donner des indications plus quantitatives. Ainsi, le calcul des distances, au long de VC_2 (contraste de forme), entre groupés, isolés et groupés + CO_2 , peut permettre d'apprécier le degré de solitarisation moyenne réalisé par le CO_2 . Ce résultat n'est valable que pour le contraste de forme que met en évidence VC_2 . Remarquons, à ce propos, que les contrastes de forme mis en évidence par l'analyse de dispersion sont légèrement différents de ceux qui le sont par l'analyse en composantes principales. En effet, les variables canoniques et les composantes principales opposent les mêmes groupes de variables mais l'importance relative de chacune d'elles est différente. Ainsi VC_2 et CP_2 qui, respectivement, au niveau des contrastes de forme, permettent la meilleure discrimination d'une part entre criquets groupés et d'autre part criquets isolés et solitarisés par le CO_2 , opposent toutes deux E et C à F et P. Cette observation est à rapprocher de celle effectuée en analyse factorielle des correspondances où, grâce au principe barycentrique, les groupés sont associés à E et C, les isolés et groupés + CO_2 à F et P.

Les criquets élevés en groupement et traités par le CO_2 ont donc une conformation proche des criquets élevés en isolement. Toutefois, l'analyse de dispersion

et l'analyse en composantes principales font voir qu'ils s'en distinguent nettement par leur dimorphisme sexuel de taille qui les place en position intermédiaire entre ces derniers et les témoins élevés en groupement. VC_1 comme CP_1 sont des facteurs de taille, ils séparent nettement les mâles des femelles. Les indications les plus complètes sur le dimorphisme sexuel sont données par CP_1 . En effet, VC_1 ne donne qu'une idée partielle de la taille car seules E et C interviennent dans sa construction ; par contre, CP_1 , très fortement corrélée avec toutes les variables, traduit bien la croissance globale des individus.

Par rapport aux témoins groupés, on observe une réduction de taille chez les individus soumis aux effets du CO_2 ; celle-ci est plus importante chez les mâles que chez les femelles. Déjà signalée chez d'autres insectes, cette réduction de taille peut donc être un effet général du CO_2 (BROOKS, 1957 ; EDWARDS et PATTON, 1965 ; LAUGA, 1972) ; elle peut aussi être l'indice d'une « transitiformogénèse » (WINTREBERT, 1970). Les différences observées entre criquets groupés + CO_2 et criquets témoins isolés (forme, dimorphisme sexuel) peuvent peut-être, en partie, s'expliquer par les conditions expérimentales. Alors que les témoins isolés sont élevés dans une pièce distincte, les groupés + CO_2 le sont dans la pièce contenant des centaines de criquets élevés en groupement ; ces derniers émettent une phéromone qui influe sur les caractéristiques morphologiques (GILLETT, 1968). Toutefois, si la solitarisation est incomplète, l'analyse discriminante progressive à deux populations indique que 86 p. 100 des mâles et 80 p. 100 des femelles peuvent être classés dans la population des témoins isolés.

Les différentes méthodes, utilisées de façon comparative, fournissent des informations beaucoup plus nombreuses que l'analyse statistique des rapports classiquement utilisés en acridologie, telle qu'elle a été réalisée précédemment par l'un de nous (NICOLAS, 1973).

Il est judicieux de poser la question de l'utilisation préférentielle de l'une ou l'autre des méthodes d'analyse multivariable. STOWER, DAVIES et JONES (1960) insistent sur l'importance du dimorphisme sexuel qui, selon eux, donne des indications sur le degré de solitarisation. Ce point de vue est confirmé ici, mais l'utilisation simultanée des différents types d'analyse s'impose en fait si l'on ne veut pas réduire l'information que peuvent fournir les mesures. Ces méthodes permettent d'appréhender sous des angles différents des aspects d'une même réalité. Faut-il faire une analyse en tenant compte simultanément de la taille et de la forme ou éliminer le facteur taille qui est le principal facteur de variation (VC_1 et CP_1 restituent 76 p. 100 et 86 p. 100 de la variabilité) ? Les différences de taille entre mâles et femelles d'un même lot expérimental étant supérieures aux différences de taille dues aux conditions densitaires, on peut réaliser aussi des analyses séparées sur les mâles et sur les femelles. Dans ce cas, la variance expliquée par les contrastes de forme est notablement augmentée et il serait alors possible de nuancer et de préciser les différences entre populations expérimentales. D'autre part, les analyses faites sur les sexes séparés montrent que les différences entre lots expérimentaux s'expliquent, chez les mâles et chez les femelles, par des contrastes de forme légèrement différents. De même, au cours du calcul de la fonction discriminante de Fisher, il a été trouvé que les variables n'ont pas le même pouvoir discriminatif chez les mâles et chez les femelles.

Enfin, il convient de discuter l'un des résultats qui paraît particulièrement

intéressant ; il s'agit, pour l'analyse des correspondances, des associations observées entre variables et populations expérimentales. Des interprétations biologiques peuvent en être proposées. Cette analyse suggère l'association de la phase grégaire et du vol par l'intermédiaire d'un organe lié au vol : l'élytre. De même, on peut associer la phase solitaire et la posture verticale par l'intermédiaire du fémur ; quant à son association avec le pronotum elle ne peut, dans l'état actuel de nos connaissances, donner lieu à aucune interprétation. Cependant, UVAROV et THOMAS (1942) pensent que les différences comportementales entre les individus des deux phases, vie au sol ou vie perchée sur les plantes, influent sur la forme de la carène pronotale. En ce qui concerne l'association grégaires — épaisseur de la tête, KENNEDY (1962) imagine que celle-ci « dépend du développement des mandibules et de leur musculature qui sont des instruments utilisés par l'insecte pour se nourrir. Cette utilisation sert indifféremment aux activités végétatives (croissance) ou sensorimotrices (locomotion) ».

Ainsi donc, de ces associations variables-populations, il serait possible de retirer des indications sur le mode de vie de l'insecte et sur son comportement. Cependant, ces associations ne peuvent être utilisées qu'avec prudence et réserve. Ainsi, une analyse des correspondances effectuée sans les témoins groupés, montre, outre la stabilité des facteurs par rapport aux variables, que les nuages des groupés + CO₂ et des témoins isolés ont la même allure et la même position relative. Leur centre de gravité s'est cependant déplacé du fait de l'absence des individus groupés. De ce fait, les associations entre variables et individus sont moins nettes. On peut cependant remarquer la tendance au rapprochement des groupés + CO₂ et de l'élytre. L'exemple précédent montre donc que les associations variables-populations n'ont qu'une valeur relative ; elles servent, en fonction du phénomène de la grégarisation, à situer les populations les unes par rapport aux autres. On se souvient que la solitarisation par le CO₂ n'est pas totale. Or, ces différences morphométriques peuvent traduire des différences comportementales : en effet, en ce qui concerne l'activité locomotrice, il n'existe pas de différences entre les témoins isolés et les criquets groupés + CO₂ (NICOLAS, 1972), mais ces derniers possèdent par contre une plus forte tendance à l'agrégation (GILLET, NICOLAS, FUSEAU-BRAESCH, 1972). On peut dire que si les différences morphométriques reflètent des différences comportementales, celles-ci sont le plus nettement visualisées par l'analyse des correspondances. Il serait très intéressant de confirmer les « liaisons qui peuvent exister entre la forme et les habitudes » (UVAROV, 1962) des individus ; il faudrait pour cela effectuer l'analyse des corrélations canoniques entre variables morphométriques et comportement.

Il est bien entendu que chez l'imago la morphométrie renseigne essentiellement sur le comportement larvaire. Les indications tirées sur les conditions densitaires passées ne sont toutefois que partielles puisque les facteurs du milieu peuvent influencer aussi sur les caractéristiques morphologiques (STOWER, DAVIES et JONES, 1960 ; DUDLEY, 1964). La forme de l'imago est définitive, mais les modifications des facteurs du milieu et de la densité peuvent encore affecter le comportement présent et à venir. Chez les Acridiens, l'étude morphométrique en donnant d'éventuelles indications sur le mode de vie passé peut néanmoins renseigner sur les futures potentialités de groupement des individus. ELLIS (1953, 1963) signale que les animaux ayant vécu en groupement gardent très fortement, même à l'état isolé, leur tendance

à l'agrégation. De même, pour R. MICHEL (1970), les effets de la densité peuvent être quantitativement différents en fonction du moment auquel ils se manifestent. « Les individus groupés dès l'éclosion volent davantage que s'ils sont seulement groupés à la mue imaginale. »

Des études ultérieures devront approfondir les différents problèmes soulevés dans cette discussion.

Reçu pour publication en juin 1973.

REMERCIEMENTS

A M. TOMASSONE (Service de Biométrie, C. N. R. Z., 78 Jouy en Josas) pour son aide dans l'utilisation des méthodes d'analyse mathématique ; sa grande compétence et son dévouement ont permis la réalisation de ce travail. A M. BLACKITH (Université de Dublin) pour avoir bien voulu relire le manuscrit et nous avoir prodigué ses encouragements.

SUMMARY

USE OF SOME MULTIVARIATE METHODS IN THE MORPHOMETRIC STUDY OF THE LOCUST, *LOCUSTA MIGRATORIA CINERASCENS* FAB. PHASES AND EFFECT OF CARBON DIOXIDE

Multivariate analysis methods have enabled to distinguish the phases in *Locusta migratoria cinerascens*, concerning the shape and sexual size dimorphism and, by the same way, to describe the effects of daily treatment of one minute of CO₂ on crowded larvae. Results obtained by the different methods are in agreement together. Crowded locusts which have been treated by CO₂ are morphologically very near of isolated insects whereas they essentially differ in sexual size dimorphism. By the discriminant function of Fisher, a classification is obtained which shows that 83 p. 100 (mean) of treated animals are placed inside the population of isolated animals.

Canonical variates and principal components analysis essentially give informations on the topic of sexual size dimorphism, size which is the principal factor of variation. Thus this factor partially hides informations concerning shape, from which the best informations are founded by the « analyse des correspondances ». By use of the « principe barycentrique » this last method of analysis gives the possibility of associations between variables and populations which leads to behavioural hypothesis.

Practical interest of morphometric studies is discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBRECHT F. O., 1967. *Polymorphisme phasaire et biologie des Acridiens migrants*, 1 vol., Masson éditeur.
- ALBRECHT F. O., BLACKITH R. E., 1957. Phase and moulting polymorphism in locusts. *Evolution*, **11**, 166-177.
- BENZECRI J. P., 1965. *Sur l'analyse factorielle des proximités*. Pub. I. S. U. P.
- BLACKITH R. E., 1971. Morphometrics in Acridology : a brief survey. *Acrida*, **1**, 7-15.
- BLACKITH R. E., REYMENT R. A., 1971. *Multivariate morphometrics*, 1 vol., Academic Press.

- BLACKITH R. E., VERDIER M., 1960. Quelques nouvelles techniques utilisables en analyse morphométrique chez les Acridiens. II. Utilisation du fémur antérieur pour diverses discriminations. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **65**, 260-273.
- BROOKS M. A., 1957. Growth-retarding effect of carbon dioxide anaesthesia on the german Cockroach. *J. insect Physiol.*, **1**, 76-84.
- DUDLEY B., 1964. The effects of temperature and humidity upon certain morphometric and colour characters of the Desert locust (*Schistocerca gregaria* FORSKAL) reared under controlled conditions. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **116**, 115-129.
- EDWARDS L. J., PATTON R. L., 1965. Effects of carbon dioxide anaesthesia on the house Cricket, *Acheta domesticus* (Orthoptera: Gryllidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, **58**, 6, 828-832.
- ELLIS P. E., 1953. Social aggregation and gregarious behaviour in hoppers of *Locusta migratoria migratorioides* (R et F). *Behaviour*, **5**, 225-260.
- ELLIS P. E., 1963. Changes in social aggregation of locust hoppers with changes in rearing conditions. *Anim. Behv.*, **11**, 152-160.
- FUZEAU-BRAESCH S., 1968. Contribution à l'étude de l'homochromie chez *Locusta migratoria*. Coll. int. C. N. R. S., **173**, 164-170.
- GILLET S., 1968. Airborne factor affecting the grouping behaviour of locusts. *Nature*, **318**, 5143, 782-783.
- GILLET S., NICOLAS G., FUZEAU-BRAESCH S., 1972. Comportement de *Locusta migratoria cinerascens* FAB. Évolution vers le type solitaire sous l'action périodique du gaz carbonique. II. Agrégation. *Rev. Comp. Animal*, **6**, 263-272.
- JOLY P., 1968. *Endocrinologie des Insectes*, 1 vol., 344 p., Masson Paris.
- KENNEDY J. S., 1962. La division du travail entre les phases acridiennes. Coll. int. C. N. R. S., **114**, 269-281.
- LACHENBRUCH P. A., MICKEY M. R. 1968. Estimation of error rates in discriminant analysis. *Technometrics*, **10**, 1-11.
- LAUGA J., 1972. Étude de l'influence de la température d'élevage et du gaz carbonique sur la taille et la différenciation sexuelle du Grillon domestique, *Acheta domesticus* L. (Orthopt. Gryllidae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **274** 2596-2598.
- LEBART L., FENELON J. P., 1971. *Statistique et informatique appliquées*, 1 vol. Dunod éditeur.
- MORISSON D. F., 1967. *Multivariate statistical methods*. 1 vol., Mac Graw Hill.
- MICHEL R., 1970. Étude expérimentale de l'activité maximum de vol journalière du criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* FORSK) élevé en groupe ou en isolement. *Behaviour*, **26**, 286-299.
- NICOLAS G., 1972 a. Évolution vers le type solitaire chez le criquet grégaire, *Locusta migratoria cinerascens* (FAB), soumis à l'action périodique du gaz carbonique. *Acrida*, **1**, 97-110.
- NICOLAS G., 1972 b. Comportement de *Locusta migratoria cinerascens* FAB. Évolution vers le type solitaire sous l'action périodique d'une minute de gaz carbonique. I. Activité locomotrice. *Rev. Comp. Animal*, **6**, 255-261.
- NICOLAS G., 1973. Étude morphométrique du criquet migrateur, *Locusta migratoria cinerascens* FAB. Évolution vers le type solitaire sous l'action périodique du gaz carbonique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **276**, 1475-1478.
- NICOLAS G., CASSIER P., FAIN-MAUREL M. A., 1969. Évolution vers le phénotype solitaire et persistance des glandes de mue chez *Locusta migratoria cinerascens*, phase grégaire, sous l'influence du gaz carbonique. Étude expérimentale et infrastructurale. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **268**, 1532-1534.
- NICOLAS G., FUZEAU-BRAESCH S., 1968. Action du gaz carbonique sur la pigmentation larvaire de *Locusta migratoria*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **267**, 1524-1527.
- STOWER W. J., DAVIES D. E., JONES I. B., 1960. Morphometric studies of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (FORSK). *J. anim. Ecol.*, **29**, 309-339.
- SYMMONS P. M., 1969. Amorphometric measure of phase in the desert locust, *Schistocerca gregaria* (FORSK). *Bull. ent. Res.*, **58**, 803-809.
- UVAROV B. P., 1921. A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytylus*, FIEB.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts. *Bull. ent. Res.*, **12**, 135-163.
- UVAROV B. P., 1962. Discussion, coll. int. C. N. R. S., **114**, 308.
- UVAROV B. P., 1966. *Grasshoppers and Locusts*, 1 vol., 481 p., Cambridge University Press.
- UVAROV B. P., THOMAS J. G., 1942. The probable mechanism of phase variation in the pronotum of locusts. *Proc. R. ent. Soc. London*, **17**, 113-118.
- WINTREBERT D., 1970. Identité, écologie et comportement du criquet migrateur dans le Sud Ouest Algache. *Ann. Soc. ent. Fr.*, **6**, 35-152.
- ZOLOTOREVSKY B. N., 1933. Contribution à l'étude biologique du criquet migrateur (*Locusta migratoria capito* SAUSS.) dans ses foyers permanents. *Ann. Epiphyties*, **1-2**, 34-142.

LA RESPIRATION CHEZ *DROSOPHILA MELANOGASTER* AU COURS DES MÉTAMORPHOSES. INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE

C. GUILLET et J. FOURCHE

avec la collaboration technique de Dominique BOULEROT

*Équipe de Physiologie du Développement des Insectes,
Section de Biologie générale et appliquée,
Laboratoire associé au C. N. R. S.,
Université Claude-Bernard, Lyon-I,
69621 Villeurbanne*

RÉSUMÉ

Le métabolisme respiratoire, la durée du développement et le poids vif sont mesurés chez des pupes de *Drosophile* soumises à des températures variant de 13° à 31°C. La température agit différemment sur chacun des paramètres étudiés. Les résultats nous permettent de montrer l'existence de mécanismes régulateurs qui compensent l'augmentation de la durée de développement par un ralentissement du métabolisme respiratoire entre 28° et 22°C. C'est pour cette gamme de températures que le rendement énergétique des phénomènes de la métamorphose est le meilleur.

INTRODUCTION

Une étude des relations entre nucléotides adényliques et consommation d'oxygène (GUILLET, 1972 *a* et *b*, 1973 *a*) nous a conduit à réaliser un certain nombre d'expériences à différentes températures. Les données concernant les nucléotides adényliques feront l'objet d'une publication séparée (GUILLET, 1973 *b*).

La respiration est une expression facilement accessible de l'intensité du métabolisme. On sait que chez les Insectes holométaboles, l'intensité respiratoire évolue selon une courbe en U souvent décrite (FOURCHE, 1969, 1973). L'action de la température sur la respiration des Insectes à diverses étapes de leur vie a déjà donné lieu

à de nombreux travaux largement analysés par EDWARDS (1953), KEISTER et BUCK (1964). Nous retiendrons qu'aux différentes températures viables, la courbe en U se retrouve avec certaines modifications (JANDA et KOCIAN, 1933 ; BELL, 1940). Chez la *Drosophile*, avec des moyens rudimentaires, d'une part DOBZHANSKY et POULSON (1935) estiment que la consommation totale d'oxygène pendant les métamorphoses est constante entre 14° et 25°C ; d'autre part, GROMADSKA (1949) considère que le rejet de gaz carbonique est plus faible à 25° qu'à 20° ou 30°C. Ces deux faits semblent contradictoires.

Grâce aux techniques que nous avons mises au point, il nous est possible d'enregistrer, de manière continue, la consommation d'oxygène pendant la durée des métamorphoses. Il nous a paru également intéressant de rechercher si l'on peut repérer au niveau du métabolisme les effets néfastes de certaines températures extrêmes. L'effet de la température sur le développement de la *Drosophile* est actuellement bien connu grâce aux travaux récents de DAVID et de ses collaborateurs qui se livrent à une analyse très précise du phénomène. Certains travaux déjà anciens sont intéressants (POWSNER, 1935). Nous avons choisi d'expérimenter à 13°, 18°, 22°, 25°, 28°, 31°C. Le développement complet est possible à chacune de ces températures (DAVID et CLAVEL, 1967), mais les températures extrêmes de 13° et 31°C, appliquées pendant la totalité du développement, entraînent déjà des effets défavorables qui se traduisent en particulier par la stérilité des mâles (DAVID et CLAVEL, 1966 ; COHET, 1973).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les *Drosophiles* appartiennent à la souche sauvage Algérie. Elles sont élevées à 25°C sur milieu stérile (DAVID, 1955).

Les mesures de respiration sont enregistrées à l'aide de respiromètres électrolytiques (FOURCHE, 1964 ; FOURCHE, FENOUILLET, BOSQUET, 1972). Les pesées sont réalisées au 5/100° de milligramme.

Les animaux d'expérience effectuent leur développement embryonnaire et larvaire à 25°C, à l'obscurité, à raison de soixante par tube standard. Un grand nombre d'animaux est élevé de manière synchrone (6 000 par expérience). A maturité, les larves sont extraites des tubes et déposées dans des boîtes de Pétri dont le fond est tapissé d'un papier filtre humide. Dès que le stade pupe blanche est atteint, les animaux sont prélevés. Des lots de 100 pupes sont récoltés pendant des intervalles de temps n'excédant pas 40 minutes. Le milieu de cet intervalle est pris comme temps moyen de pupaison. Les animaux ne sont pas sexés. Des contrôles, dans nos conditions expérimentales, ont donné une sex-ratio de 0,5.

Les lots sont immédiatement pesés. Leurs poids sont parfaitement reproductibles : pour l'ensemble des lots de 100 pupes soumises à expériences, on note une valeur moyenne de $158,2 \pm 1,6$ mg.

Pour chaque température choisie, soit 13°, 18°, 22°, 25°, 28°, 31°C, 8 à 12 lots sont introduits séparément dans les cellules du respiromètre. Certains restent enfermés dans les cellules jusqu'à l'émergence des premiers imagos. Leur respiration est enregistrée pendant la durée minimale de vie intrapupariale, c'est-à-dire, l'intervalle de temps séparant la formation du puparium de l'émergence du premier imago.

Les autres sont ressortis du respiromètre après des durées de développement de plus en plus longues. Leur respiration est enregistrée jusqu'à ce moment. Compte tenu d'une reproductibilité excellente des mesures, nous n'avons pas utilisé ces enregistrements, incomplets ici. Ces animaux, destinés à d'autres mesures non rapportées ici, sont repesés à la sortie des cellules ; ils nous ont permis de mesurer l'évolution pondérale moyenne.

Nous soulignerons que, pour une expérience donnée, tous les animaux chez lesquels sont étudiées la durée minimale de vie nymphale, l'évolution pondérale, l'intensité respiratoire sont soumis à des conditions identiques de température, d'hygrométrie et de tension d'oxygène.

RÉSULTATS

1. — *Influence de la température sur la durée de développement*

Dans nos conditions expérimentales, à côté de la durée minimale de vie intrapupariale, il est aisé de définir deux autres données :

— l'une est l'intervalle séparant la formation du puparium de l'apolyse larvo-nymphale. Ce phénomène se traduit, en effet, par une augmentation momentanée de l'intensité respiratoire (FOURCHE, 1967). Dans nos expériences, compte-tenu de l'homogénéité des lots, ce phénomène se manifeste sous forme d'un plateau de durée variable avec la température. Afin de ne pas surcharger les courbes de respirométrie, nous n'avons pas, systématiquement, matérialisé ce phénomène ; cependant, il apparaît parfaitement sur la courbe à 13°C (fig. 4) ;

— l'autre est l'intervalle séparant la formation du puparium du moment où le minimum de la courbe en U est atteint.

TABLEAU I

°C	31	28	25	22	18	13
I		1,02	1,21	1,29	1,59	2,25
II	74	76	92	119	190	429
III	8	8	10	13	18	40
IV	10,8	10,5	10,8	10,9	9,5	9,3
V	30	30	35	45	80	160
VI	40,5	39,5	38,0	37,8	42,1	37,3

- I. Valeur du rapport des durées minimales de vie intrapupariale entre 2 températures successives.
 II. Durée minimale de vie nymphale exprimée en heures.
 III. Intervalle de temps séparant la pupaison de la mue exprimé en heures.
 IV. Intervalle de temps séparant la pupaison de la mue exprimé en pourcentage de la durée minimale de vie nymphale.
 V. Intervalle de temps séparant la pupaison du minimum de la courbe en U exprimé en heures.
 VI. Intervalle de temps séparant la pupaison du minimum de la courbe en U exprimé en pourcentage de la durée minimale de vie nymphale.

a) On peut donc calculer en pourcentage de la durée minimale chacun de ces moments. Il apparaît (tabl. I) que les positions relatives de la mue et du minimum de la courbe en U sont sensiblement stables et correspondent respectivement à

10 p. 100 et 39 p. 100 de la durée minimale de vie intrapupariale. Si l'on considère deux températures expérimentales successives 13°-18°; 18°-22°; etc., on peut calculer, de proche en proche, la valeur du rapport entre les durées minimales. Bien que les intervalles entre les températures choisies ne soient pas égaux, on voit que ce rapport augmente pour les basses températures (tabl. 1).

b) La durée minimale de développement ainsi que les autres durées définies précédemment diminuent lorsque la température augmente (fig. 1). Cette diminution

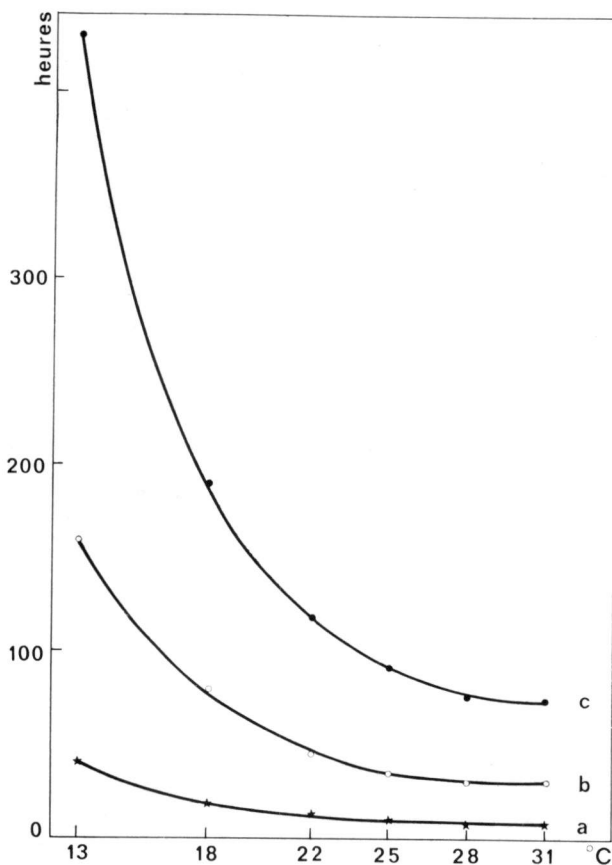


FIG. 1. — Influence de la température

- a) sur l'intervalle de temps qui sépare la pupaison de la mue ;
- b) sur l'intervalle de temps qui sépare la pupaison du minimum de la courbe en U de respiration ;
- c) sur la durée minimale de vie intrapupariale.

est brutale lorsque la température passe de 13° à 22°C, moins forte entre 22° et 28°C et très faible entre 28° et 31°C.

Pour chercher à savoir si les trois courbes correspondent à la même loi, pour chacune des températures, nous avons exprimé ces valeurs par rapport aux valeurs observées à 13°C, prises comme référence : on voit que ces courbes sont confondues (fig. 2).

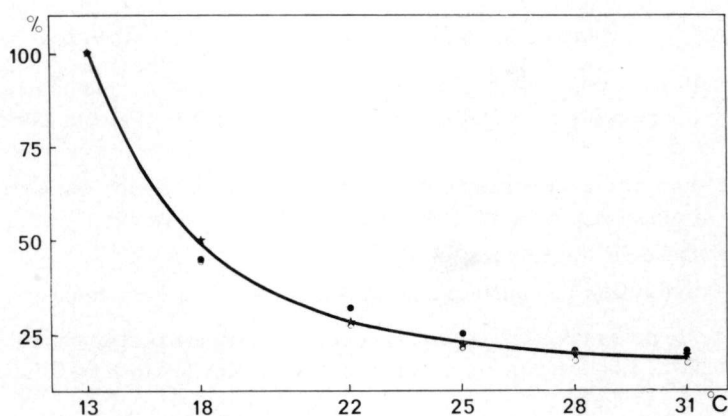


FIG. 2. — Influence de la température

★ sur l'intervalle de temps qui sépare la pupaison de la mue ;
 ○ sur l'intervalle de temps qui sépare la pupaison du minimum de la courbe en U de respiration
 ● sur la durée minimale de vie intrapupariale.
 Les résultats sont exprimés en pourcentage des valeurs obtenues à 13°C.

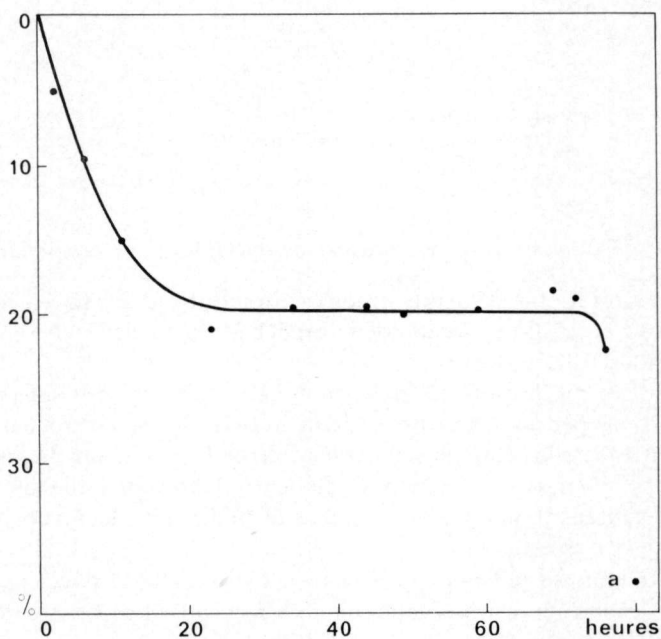


FIG. 3. — Évolution du poids vif au cours de la métamorphose à 28°C

Les résultats sont exprimés en pourcentage du poids à la pupaison
 Chaque mesure est effectuée sur un lot de 100 pupes
 La valeur (a) est relative à 100 imagos à l'émergence

2. — Évolution du poids vif en fonction de la température

Pour toutes les températures d'expérience, on observe un phénomène comparable à celui que nous donnons à 28°C, pris comme exemple (fig. 3). On distingue trois phases :

- une diminution importante dans un intervalle de temps qui correspond à la durée de la phase descendante de la courbe en U de respiration ;
- une phase de stabilité ;
- une diminution de courte durée qui s'amorce avant l'émergence.

La perte de poids vif entre la pupaison et le plateau est pratiquement constante entre 18° et 28°C. Elle est plus importante à 31°C et plus faible à 13°C (tabl. 2).

TABLEAU 2

*Perte de poids vif entre la pupaison et le plateau
exprimée en pourcentage du poids vif initial en fonction de la température*

°C	31	28	25	22	18	13
$\frac{P_0 - P}{P_0} \times 100$	22,5	19,5	20	20	19	15

P_0 = Poids vif initial.

P = Poids vif au moment du prélèvement.

3. — Évolution de la respiration en fonction de la température

a) Pour toutes les températures étudiées, l'intensité respiratoire évolue toujours selon une courbe en U. La pente des deux branches est d'autant plus prononcée que la température est élevée (fig. 4).

Les intensités respiratoires initiale, minimale et finale sont affectées dans les mêmes proportions par une variation de température (fig. 5). Autrement dit, comme cela a été montré dans la comparaison des courbes en U d'animaux de poids différents (FOURCHE, 1973), il existe une relation linéaire entre l'intensité minimale et l'intensité initiale, entre l'intensité minimale et l'intensité finale dont les pentes sont respectivement 0,357 et 0,502 (fig. 6).

b) Compte tenu du fait que les événements successifs du développement interviennent à des moments relatifs égaux, on peut recalculer les abscisses des différentes courbes en pourcentage de la durée minimale de vie intrapupariale pour chacune des températures. On obtient ainsi une série de courbes comparables (fig. 7). L'abscisse du premier point pour chacune des températures diffère puisque, quelle que soit la température, la première mesure est toujours effectuée deux heures après la pupaison. Afin de savoir si ces courbes présentent entre elles des relations d'homothétie,

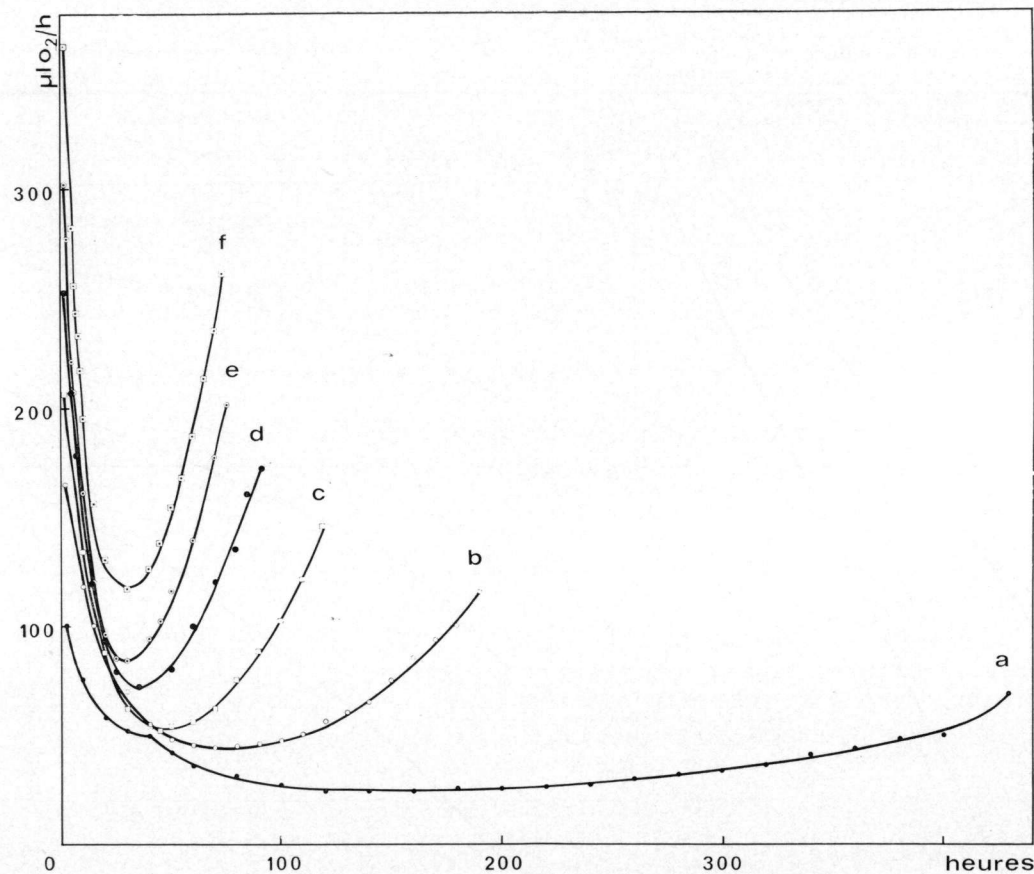


FIG. 4. — Évolution de l'intensité respiratoire pendant la métamorphose à différentes températures :

a) 13°C ; b) 18°C ; c) 22°C ; d) 25°C ; e) 28°C ; f) 31°C
Chaque expérience porte sur 100 pupes

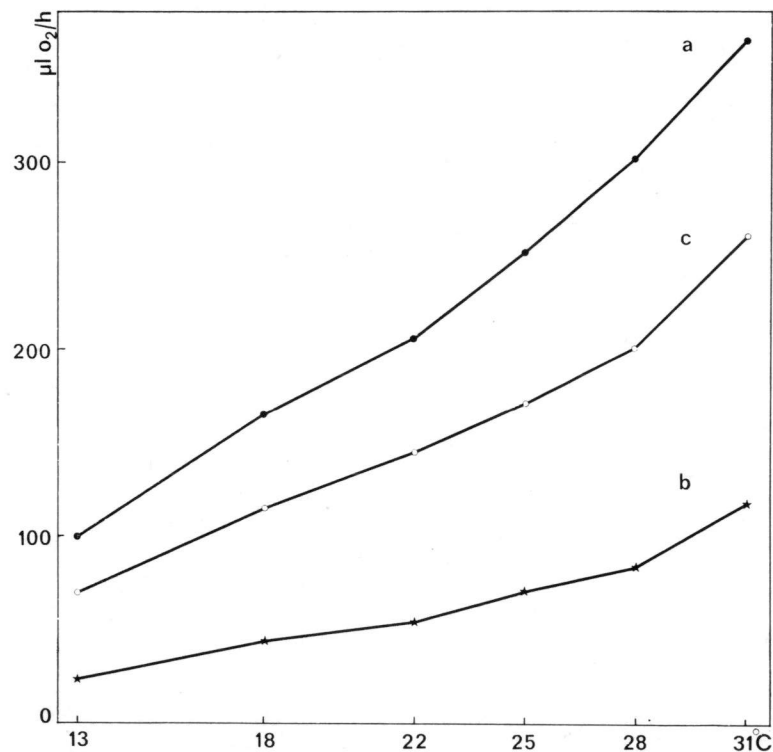


FIG. 5. — Intensité respiratoire:
 a) initiale;
 b) minimale;
 c) finale, en fonction de la température.

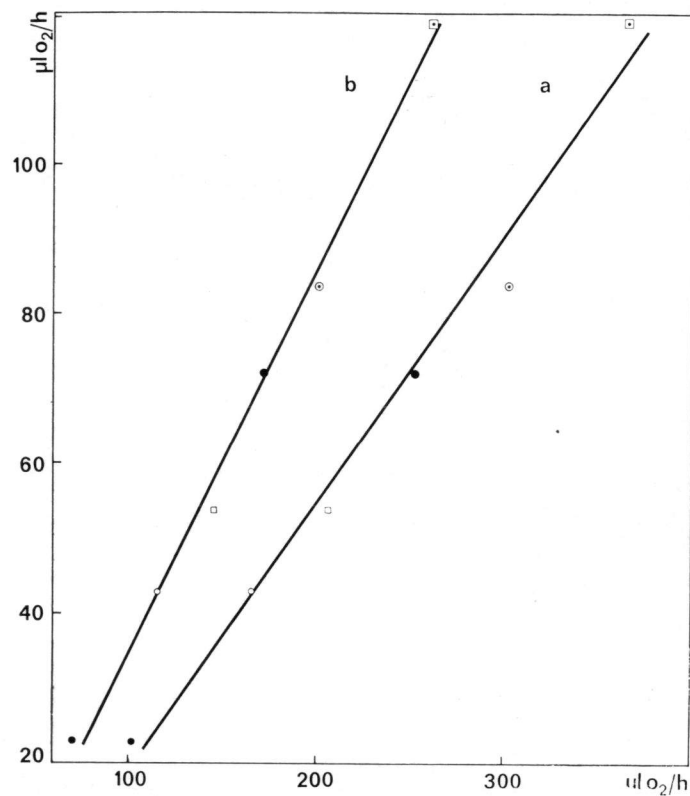


FIG. 6. — Relations entre différents points remarquables des courbes en U obtenues aux différentes températures:
 a) intensité respiratoire minimale-intensité respiratoire initiale;
 b) intensité respiratoire minimale-intensité respiratoire finale.

il suffit (FOURCHE, 1968) de calculer les rapports des ordonnées correspondant à une même abscisse dans les couples successifs de courbes (31°-28°; 28°-25°; etc.). On s'aperçoit (tabl. 3) que ces rapports oscillent pour un couple donné autour d'une

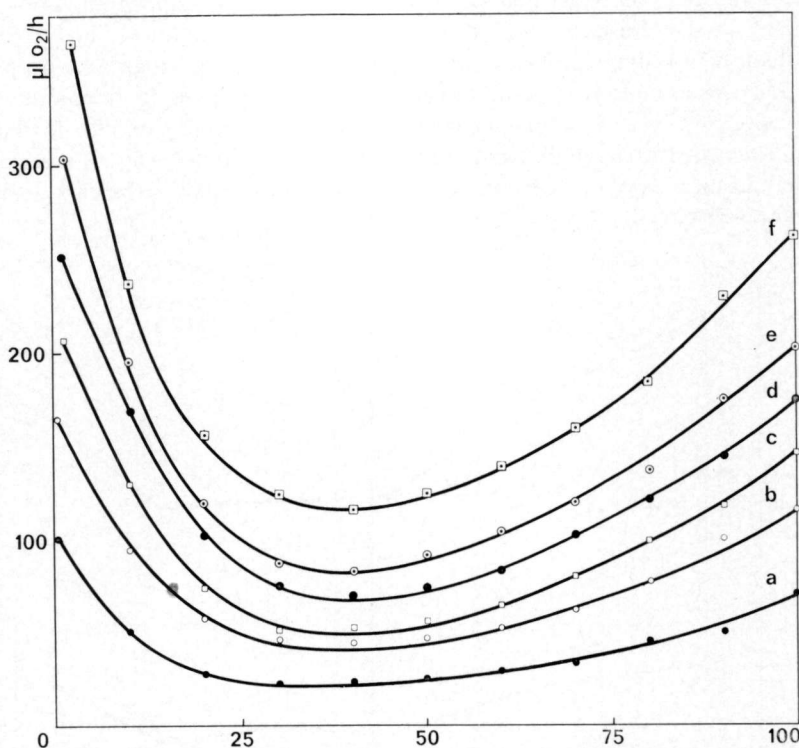


FIG. 7. — Évolution de l'intensité respiratoire de 100 pupes pendant la métamorphose à :

a) 13°C; b) 18°C; c) 22°C; d) 25°C; e) 28°C; f) 31°C

Les temps sont recalculés en pourcentage de la durée minimale de vie intrapupariale

TABEAU 3

Rapport des intensités respiratoires entre 2 températures successives, prises respectivement à :
5-10-20-30-40-50-60-70-80-90-100 p. 100 de la durée minimale de vie intrapupariale

	5	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	Moyenne
31/28	1,24	1,21	1,30	1,42	1,41	1,32	1,32	1,31	1,27	1,31	1,29	1,31
28/25	1,20	1,15	1,16	1,17	1,22	1,27	1,24	1,18	1,19	1,20	1,15	1,19
25/22	1,25	1,30	1,31	1,37	1,37	1,31	1,31	1,26	1,22	1,23	1,20	1,28
22/18	1,31	1,32	1,29	1,23	1,22	1,23	1,23	1,29	1,27	1,25	1,26	1,26
18/13	1,76	1,96	2,10	2,00	1,74	1,76	1,86	1,88	1,79	1,74	1,64	1,84

valeur moyenne ; autrement dit, de façon approximative, l'intensité respiratoire est multipliée par 1,84 entre 13° et 18°, 1,26 entre 18° et 22°, 1,28 entre 22° et 25°, 1,19 entre 25° et 28°, 1,30 entre 28° et 31°C.

c) Comme nous enregistrons de manière continue la respiration, nous avons directement la consommation totale d'oxygène pendant la durée de l'expérience (soit de deux heures après la formation du puparium jusqu'à l'émergence du premier imago). La consommation totale d'oxygène est la même pour les températures de 22°, 25°, 28°C ; elle est alors également la plus faible. Au contraire, elle devient plus élevée aux températures inférieures à 22°C et supérieures à 28°C (fig. 8). On voit que la consommation d'oxygène mesurée jusqu'au minimum de la courbe en U évolue de façon comparable.

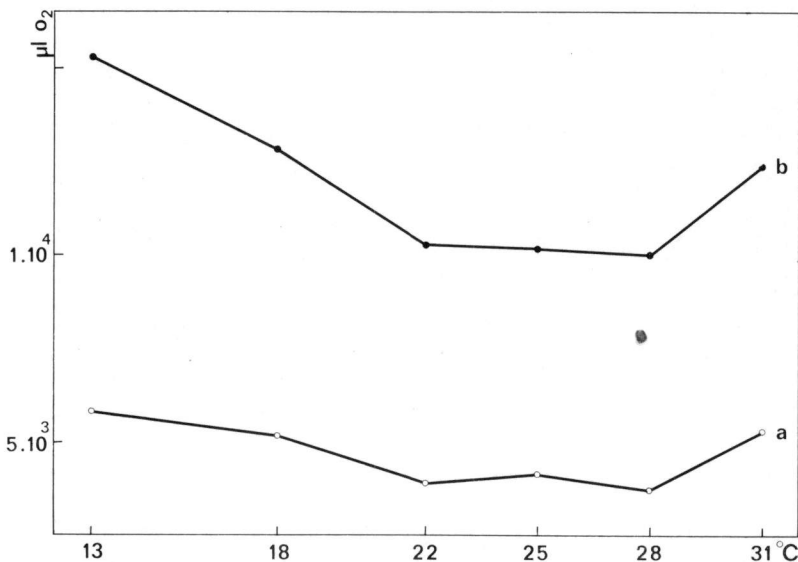


FIG. 8. — Évolution de la consommation d'oxygène pour 100 pupes en fonction de la température :

a) jusqu'au minimum de la courbe en U ;
b) totale.

Pour chaque température, on peut définir l'intensité respiratoire horaire moyenne qui est le rapport de la consommation totale d'oxygène à la durée de développement. La valeur de ce rapport est de 35,9 à 13°, 68,4 à 18°, 87,9 à 22°, 114,6 à 25°, 136,2 à 28°, 173 à 31°C.

DISCUSSION

1° En résumé, la température agit sur les trois paramètres que nous avons contrôlés mais suivant des modalités propres à chacun d'eux.

— Pour la perte de poids, seules les températures extrêmes ont une action.

— Pour la durée minimum de vie intrapupariale, l'effet de l'augmentation thermique s'estompe pour les températures les plus élevées.

— Pour ce qui concerne le métabolisme respiratoire, l'intensité augmente au contraire d'autant plus que les températures sont fortes.

Au niveau des phénomènes physiologiques nymphaux, nous retrouvons une situation comparable à celle décrite pour des critères biométriques de l'adulte (DAVID et CLAVEL, 1967), qui montre que la température a des effets différents suivant les caractères considérés. Cette situation n'est pas faite pour faciliter la définition d'un optimum thermique.

2° Dans l'intervalle des températures comprises entre 22° et 28°, les drosophiles consomment la même quantité d'oxygène. Les différences constatées n'excèdent pas 2 p. 100. Par contre, la consommation totale d'oxygène est plus forte au-dessus de 28° et en-dessous de 22°C. Or, nous avons vu que lorsqu'on passe de 22° à 25°, l'intensité respiratoire est, en moyenne, multipliée par 1,28, la durée de vie nymphale au contraire est divisée par 1,29.

Lorsqu'on passe de 25° à 28°C, l'intensité est multipliée par 1,19, la durée divisée par 1,21. Dans ces deux intervalles, on voit qu'il y a une compensation rigoureuse entre l'augmentation du métabolisme et le raccourcissement de la durée de vie nymphale.

Au contraire, des situations différentes se trouvent réalisées en dehors de l'intervalle 22°-28°. En effet, entre 28° et 31°, la durée de développement n'est pratiquement pas modifiée puisqu'elle n'est divisée que par 1,02 alors que l'intensité respiratoire est multipliée par 1,3.

Par contre, entre 18° et 22°, le facteur durée agit nettement plus que le facteur intensité du métabolisme (1,59 contre 1,26). Ce fait est encore plus manifeste entre 18° et 13° (2,25 contre 1,84).

Il semble donc que dans une certaine gamme de températures, il existe un véritable mécanisme de régulation qui équilibre les effets de la température d'une part sur la durée du développement et, d'autre part, sur l'intensité respiratoire, reflet des différentes voies du métabolisme général.

Il est logique de se demander si un des premiers effets des températures défavorables ne serait pas d'empêcher cette régulation d'intervenir.

Une légère différence entre les deux actions de la température entraîne une différence considérable au niveau de la consommation d'oxygène. Il n'est pas impossible que des mécanismes identiques à ceux que nous présentons chez la nymphe puissent intervenir durant d'autres phases, chez la larve en particulier.

3° Comme nous l'avons également vu, c'est entre 22° et 28°C que la consommation totale d'oxygène est la plus faible. Elle est plus élevée au-dessus de 28°C et en-dessous de 22°C. Or, si l'on considère que les animaux ont au départ le même poids, on est en droit de supposer que, quelle que soit la température, l'ensemble des réactions métaboliques permettant l'édification d'un imago à partir d'une pupe exige la même quantité d'énergie. Autrement dit, nous nous trouvons en face d'un problème de rendement. Celui-ci est le meilleur lorsque la quantité d'oxygène consommé est minimum.

— Au-delà de 28°C, c'est l'accélération de l'intensité respiratoire qui est responsable de l'augmentation de la consommation totale. Dans ce cas, il ne serait pas surprenant qu'il y ait un mauvais fonctionnement au niveau des phosphorylations oxydatives, principale source d'adénosine triphosphate. PAVE a, en effet,

montré par des mesures calorimétriques, que la production de chaleur évolue suivant un modèle de type exponentiel quand la température s'élève (1969). On peut penser qu'une partie de l'énergie produite par la respiration, au lieu de s'emmagasiner sous forme d'ATP, est perdue sous forme de chaleur.

— Au-dessous de 22°C, l'augmentation de la consommation d'oxygène résulte surtout de l'allongement de la durée de développement. Il n'est pas impossible qu'aux basses températures, certains métabolismes soient modifiés. COHET (1973) a montré que des imagos de drosophile sont plus riches en lipides si les larves dont ils proviennent se sont développées à 13°C. Certaines de ces modifications correspondent sans doute à des moyens de lutte contre le froid et pourraient avoir des exigences particulières se répercutant au niveau de la consommation d'oxygène.

Reçu pour publication en juin 1973.

SUMMARY

THE RESPIRATORY METABOLISM OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* DURING METAMORPHOSIS. INFLUENCE OF TEMPERATURE

Drosophila melanogaster larvae are allowed to pupate at 25°C. After pupation, pupae are transferred respectively at 13°, 18°, 22°, 25°, 28°, 31°C, till emergency. Respiratory rate, duration of metamorphosis and live weight are measured at each temperature. It is shown that the total oxygen consumption is minimal between 22° and 28°C. In this interval of temperature a slackening of the duration of development is tightly balanced by an increase of the respiratory rate so that total oxygen consumption is constant. It is concluded that the energy efficiency is the best at these temperatures.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BELL J., 1940. The heat production and oxygen consumption of pupae of *Galleria mellonella* at different constant temperatures. *Physiol. Zool.*, **13**, 73-81.
- COHET Y., 1973. *Influence de l'environnement préimaginal sur la physiologie des adultes de Drosophila melanogaster* MEIG. *Effets d'une basse température de développement*. Thèse de Spécialité, Lyon.
- DAVID J., 1955. Déterminisme des caractères quantitatifs du développement de *Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **89**, 349-366.
- DAVID J., CLAVEL M. F., 1966. Essai de définition d'une température optimale pour le développement de la *Drosophile*. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **262**, 2159-2162.
- DAVID J., CLAVEL M. F., 1967. Influence de la température subie au cours du développement sur divers caractères biométriques des adultes de *Drosophila melanogaster* MEIG. *J. Insect Physiol.*, **33**, 717-729.
- DOBZHANSKY Th., POULSON D. F., 1935. Oxygen consumption of *Drosophila* pupae. II. *Drosophila pseudo obscura*. *Z. Vergleich. Physiol.*, **22**, 473-478.
- EDWARDS G. A., 1953. In *Insect Physiology*. D. D. ROEDER, ed. Wiley, New York, 55-146.
- FOURCHE J., 1964. Un respiromètre électrolytique pour l'étude des pupes isolées de *Drosophile*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **98**, 475-489.
- FOURCHE J., 1967. La respiration chez *Drosophila melanogaster* au cours de la métamorphose. Influence de la pupaison, de la mue nymphale et de l'émergence. *J. Insect Physiol.*, **13**, 1269-1277.
- FOURCHE J., 1968. La respiration chez *Drosophila melanogaster* au cours des métamorphoses. Relations entre la consommation d'oxygène et la taille des animaux. *Ann. Embryol. Morph.*, **1**, 395-407.
- FOURCHE J., 1969. Les relations entre la consommation d'oxygène et la morphogenèse au cours du développement de deux insectes holométaboles : *Drosophila melanogaster* (diptère), *Bombyx mori* (lépidoptère). *Ann. Biol.*, **8**, 334-367.

- FOURCHE J., FENOUILLET J.-P., BOSQUET G., 1972. Un respiromètre électrolytique automatique. Application à la mesure de la respiration au cours de la mue de *Bombyx mori*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **106**, 143-158.
- FOURCHE J., 1973. La respiration chez *Drosophila melanogaster* au cours des métamorphoses. Comparaison de quatre souches sauvages de poids différent. *Arch. Zool. Gen. Exp.* **114**, 59-72.
- GROMADSKA M., 1949. In KEISTER M. et BUCK J., 1964 in the *Physiology of Insecta (III)*. ROCKSTEIN M. (ed.) Acad. Press, New York, p. 639.
- GUILLET C., 1972 a. Les nucléotides adényliques chez *Drosophila melanogaster* : leur évolution au cours des différentes phases du développement. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **275**, 421-424.
- GUILLET C., 1972 b. Les nucléotides adényliques chez la Drosophile. Évolution du système ATP-ADP chez des larves soumises au jeûne et chez des larves réalimentées. *Ann. Nutr. Alim.*, **26**, 251-262.
- GUILLET C., 1973 a. *Le métabolisme énergétique au cours du développement de Drosophila melanogaster. Les Nucléotides adényliques.* Thèse de Spécialité, Lyon.
- GUILLET C., 1973 b. Les nucléotides adényliques au cours des métamorphoses chez la Drosophile : Influence de la température. *Comp. Biochem. Physiol.* (sous presse).
- JANDA V., KOCIAN V., 1933. In KEISTER M. et BUCK J., 1964 in the *Physiology of Insecta (III)*. Rockstein M. (ed.) Academic Press, New York, p. 638.
- KEISTER M., BUCK J., 1964. In the *Physiology of Insecta (III)*. Rockstein M. (ed.). Academic Press, New York, 618-658.
- PAVE A., 1969. *Étude des variations de la thermogenèse en fonction de la température chez Ceratitis capitata WIED.* Thèse de Spécialité, Lyon.
- POWSNER L., 1935. The effects of temperature on the duration of the developmental stages of *Drosophila melanogaster*. *Physiol. Zool.*, **8**, 474-519.

MISE AU POINT AU LABORATOIRE
D'UN ÉLEVAGE PERMANENT DE LA PYRALE DU RIZ,
CHILO SUPPRESSALIS WALKER
(*LEPIDOPTERA PYRALIDAE*) SUR MILIEU ARTIFICIEL

Gilberte GUENNELON et F. SORIA
avec la collaboration technique de Marie-Louise CHASTELLIÈRE

Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet

RÉSUMÉ

Un élevage permanent de *Chilo suppressalis* a été mis au point au laboratoire, dans le but essentiel de disposer d'insectes d'expérimentation. Les larves sont nourries sur un milieu artificiel simple, à base de semoule de maïs et de germe de blé. La fabrication du milieu est décrite, ainsi que les techniques adoptées pour l'élevage des différents stades du Lépidoptère. Les résultats obtenus sont satisfaisants. Le rendement en adultes atteint 85-90 p. 100. L'élevage fonctionne depuis juillet 1971 au rythme d'une génération tous les 56 jours en moyenne et en assurant une production quotidienne régulière de 100 à 200 papillons.

L'élevage massif est envisagé, dans l'optique d'applications de lutte biologique en Camargue ; les principales difficultés en sont discutées.

I. — INTRODUCTION

L'ampleur des dommages causés par *Chilo suppressalis* dans les rizières de Camargue en été 1971 a motivé l'essai d'élevage du ravageur sur milieu artificiel à la Station de Zoologie d'Avignon. Il est en effet apparu souhaitable de disposer d'une production permanente au laboratoire, pour faciliter l'étude des phénomènes biologiques et écophysiologiques, assez complexes chez cette espèce. En outre, il était nécessaire d'envisager rapidement l'élevage massif de ce Lépidoptère, dans l'optique d'une lutte biologique qui permette de restreindre, sinon d'éviter, l'emploi des pesticides dans une région où la nature doit être particulièrement sauvegardée.

En Extrême-Orient, où *Ch. suppressalis* a fait l'objet de très nombreux travaux,

l'élevage est effectué soit sur végétal, soit sur milieu artificiel. La première méthode a été mise au point sur jeunes plants de riz par SATO (1964), SATO et SAKAI (1972) et sur fragments de tiges de riz par KAMRAN (1970). Elle est encore souvent pratiquée au Japon où le riz est disponible partout, mais elle exige beaucoup de manipulations car il faut transférer les larves sur de la nourriture fraîche, plusieurs fois au cours de leur développement.

Il faut distinguer deux étapes dans la mise au point des milieux artificiels de *Ch. suppressalis*. Les premiers travaux ont été effectués essentiellement à des fins d'études nutritionnelles, avec des milieux complexes. Au support gélosé et cellulosique étaient incorporés divers composés chimiques plus ou moins définis (substances protéiques, glucidiques, lipidiques, sels minéraux, vitamines), additionnés parfois de levure de bière et de broyats ou d'extraits de plants de riz. Les résultats obtenus par les nutritionnistes ISHII, HIRANO, YUSHIMA et KAMANO ont été condensés par ISHII dans une publication de synthèse (1971). Il apparaît notamment que la croissance des larves de *Ch. suppressalis* exige 10 acides aminés, 9 vitamines (B et C), des hydrates de carbone (fructose, glucose et saccharose), du cholestérol, des sels minéraux et de l'extrait aqueux de riz. L'addition d'extrait de riz accélère le développement des chenilles, mais un excès provoque une inhibition de croissance, due à 2 acides aromatiques, les acides benzoïque et salicylique.

Les besoins nutritionnels de la Pyrale étant précisés, les recherches s'orientent depuis quelques années vers un objectif de production de l'insecte. Les milieux complexes sont conservés par certains auteurs mais leur prix de revient est abaissé grâce à l'introduction de substances peu coûteuses, telles que le son de blé (KAMANO, 1969) ou la Wolffia, sorte de lentille d'eau contenant 16 acides aminés (HORMCHONG *et al.*, 1972). Parallèlement, les auteurs confectionnent des milieux très simplifiés, ne comportant qu'un petit nombre de substances nutritives. Les formules sont à base de son de blé (INOUE et OKADA, 1966; KAMANO, 1969) ou de haricot (SALAMA et TOLBA, 1967.) Cependant, si les rendements des élevages sont généralement élevés sur les milieux simples, la reproduction de la Pyrale n'est pas toujours très satisfaisante. KAMANO (1969) n'obtient que 32,1 p. 100 d'éclosion des œufs sur un milieu simplifié, au lieu de 93,7 p. 100 sur une formule complexe.

La présente note est consacrée à la mise au point d'un élevage permanent de *Ch. suppressalis* sur un milieu également simple et peu coûteux, différent de ceux des auteurs japonais. Les techniques décrites permettent de produire aisément quelque centaines de papillons par jour. Les possibilités d'élevage massif du ravageur sont discutées.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — Élevage des adultes et obtention des œufs

Dans toute production importante d'insectes au laboratoire, il est souhaitable de recueillir les pontes sans avoir à ouvrir l'enceinte contenant les adultes. On peut y parvenir en favorisant le dépôt des œufs à travers une paroi ajourée, par exemple.

Une telle méthode peut être appliquée dans l'élevage de *Ch. suppressalis*. Les techniques ici utilisées sont analogues à celles mises au point pour la production d'œufs d'*Ostrinia nubilalis* à l'Europe Corn Borer Laboratory des U. S. A. et qui nous ont été transmises par LAZAREVIĆ (1961 et communications personnelles). Elles sont basées sur les caractéristiques du comportement

de ponte de la Pyrale du maïs, qui sont très voisines de celles de la Pyrale du riz : dans la nature, les papillons déposent souvent leurs œufs à la face inférieure des feuilles de graminées recourbées vers le sol ; au laboratoire, on obtient facilement la ponte sur des surfaces lisses et de préférence sur celles qui sont humidifiées.

Les papillons de *Ch. suppressalis* sont donc élevés par groupes de 100 à 1 000 individus dans une cage parallélépipédique de $40 \times 25 \times 25$ cm, faite entièrement de grillage métallique dont le vide de maille est plus grand au plafond (5 mm) que sur les autres faces (3 mm). La cage porte latéralement une antichambre en grillage, qui permet d'introduire les nymphes ou les papillons (fig. 1). De l'eau sucrée à 5 p. 100 de saccharose est offerte aux insectes dans une boîte-abreuvoir

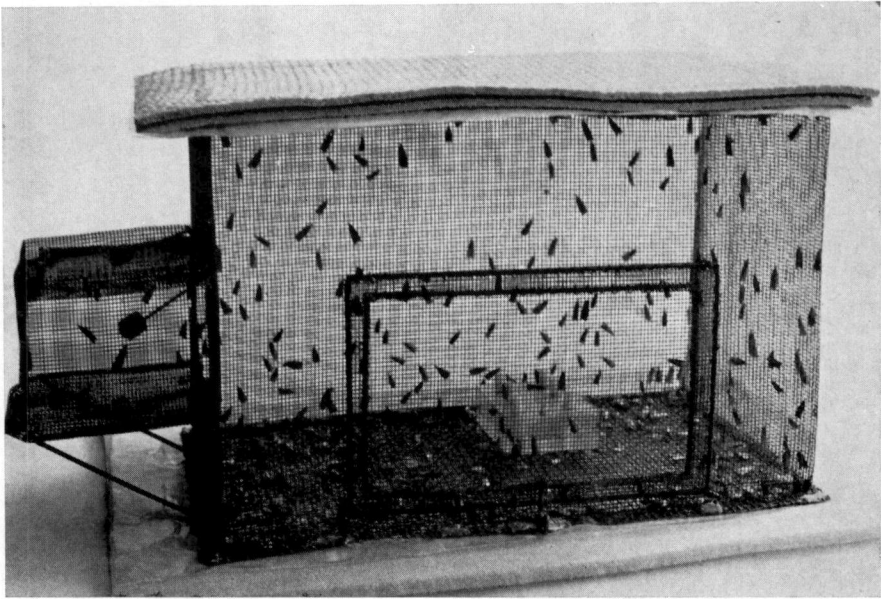


FIG. 1. — Cage d'élevage des adultes de *Ch. suppressalis*

en plastique munie de cotons dentaires. La technique est ici plus pratique d'emploi que celle décrite par LAZAREVIČ (1961) qui consiste à pulvériser chaque jour de l'eau sucrée sur les parois latérales de la cage. Une feuille de papier lisse (cristal, sulfurisé ou d'une autre qualité) est appliquée sur le plafond et recouverte de deux rectangles de tissu éponge synthétique (type « Chamex ») gorgé d'eau, qui la maintiennent en place et l'humidifient.

La cage de ponte est placée dans une salle climatisée fonctionnant constamment à 21°C et 65 p. 100 d'HR, éclairée par la lumière naturelle. Dans ces conditions, les papillons restent immobiles dans la journée, dispersés dans la cage ; au crépuscule ils commencent à voler, s'accoupler et pondre et leur activité se poursuit pendant la nuit.

Quelques œufs sont pondus sur l'abreuvoir mais les femelles déposent la grande majorité de leurs pontes sur le papier, entre les fils du grillage (fig. 2). Ce sont des ooplaques de taille variable, n'excédant pas le vide de maille du grillage.

Tous les matins, la feuille de ponte est prélevée et remplacée. La technique adoptée permet donc de recueillir d'importantes quantités d'œufs d'une manière très simple. Par ailleurs, les pontes sont propres, car les écailles et les déjections des papillons tombent sur le fond de la cage. Toutefois, le procédé ne donne pas entière satisfaction. Le grillage gêne en effet le dépôt des ooplaques ; elles sont en général plus courtes que celles obtenues lorsque les papillons pondent librement et leurs œufs sont agencés de façon assez irrégulière, ce qui provoque une certaine mortalité à l'éclosion. Il apparaît difficile de remédier à cet inconvénient. L'emploi d'un grillage à maille plus large facilite la fuite des papillons au moment où l'on renouvelle le papier de ponte. D'autres dispositifs ont été essayés, notamment en plaçant le papier sous le plafond de la cage, maintenu par deux glissières latérales. Cependant très peu d'œufs sont déposés dans ce cas, même si on utilise un papier cannelé, plus favorable que le papier lisse à la posture de ponte des papillons. De toutes façons, il est difficile, avec ce dispositif, de garder le papier humide et de ce fait, la ponte est peu stimulée.

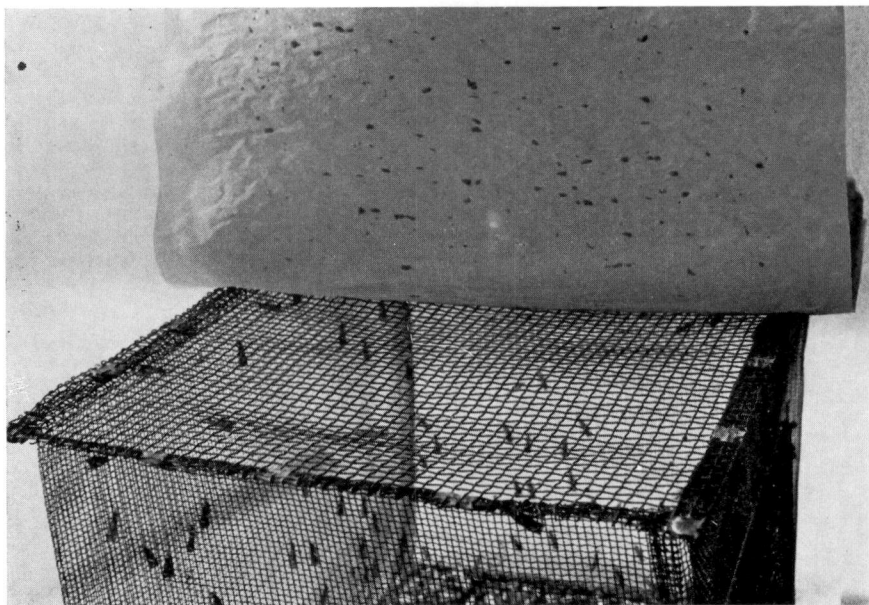


FIG. 2. — Pontes de Ch. suppressalis à la face inférieure du papier soulevé

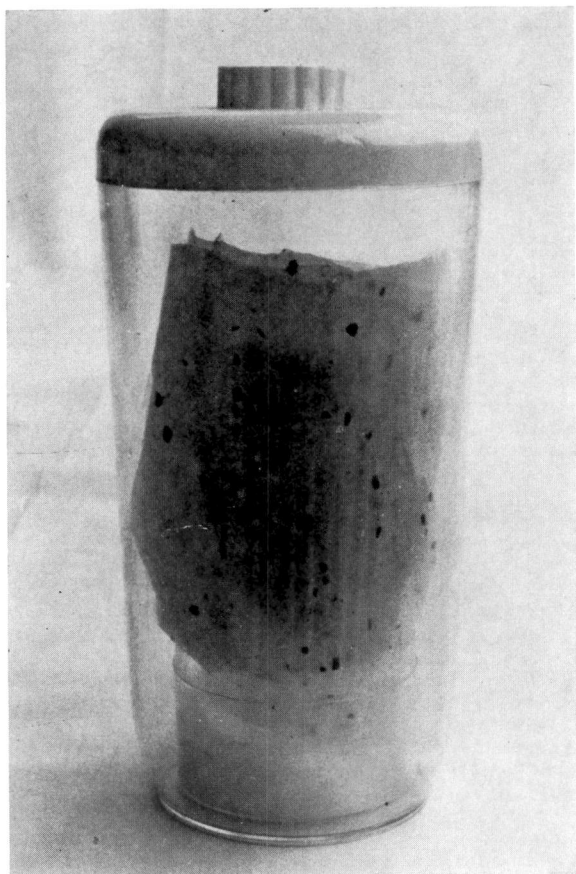


FIG. 3. — Boîte d'incubation. Les œufs de Ch. suppressalis sont au stade « capsule noire »

2. — Conditions d'incubation des œufs

La feuille de ponte prélevée chaque jour est découpée en huit rectangles qui sont placés dans une boîte en plastique cylindrique de 12 cm de diamètre et 20 cm de hauteur, au-dessus d'un récipient contenant de la ouate humide (fig. 3). L'incubation et l'éclosion des œufs exigent une atmosphère très humide mais non saturée car dans ce cas des moisissures se développent sur les ooplaques.

Un ou deux jours avant l'éclosion les pontes noircissent du fait de l'apparition des capsules céphaliques foncées des futures larves.

3. — Élevage des larves

a) Composition et fabrication du milieu artificiel.

Le milieu utilisé est de composition relativement simple. Il s'agit de la formule que PORTOUT et BUËS (1970) ont mise au point pour l'élevage de nombreuses *Noctuidae* nuisibles aux cultures maraîchères. La seule modification apportée est une légère réduction de la teneur en eau (150 cc par unité de milieu au lieu de 170 cc) et l'adjonction d'auréomycine. Le milieu moins humide semble mieux convenir à l'installation des larves nouveau-nées de *Ch. suppressalis* et sa conservation est meilleure. La formule employée est donc la suivante :

Eau	150,00 cc
Agar	4,00 g
Semoule de maïs	28,00 g
Germe de blé	7,00 g
Levure de bière	7,50 g
Acide ascorbique.....	1,00 g
Acide benzoïque	0,30 g
Nipagine.....	0,25 g
Auréomycine en poudre..	0,025 g

L'agar et l'eau sont chauffés jusqu'à 100°C puis refroidis jusque vers 56°C dans un récipient muni d'un agitateur électrique qui permet d'éviter les floculations. Les autres substances, toutes en poudre, sont placées dans le bol d'un mixeur Waring. La solution d'agar à 56°C est versée

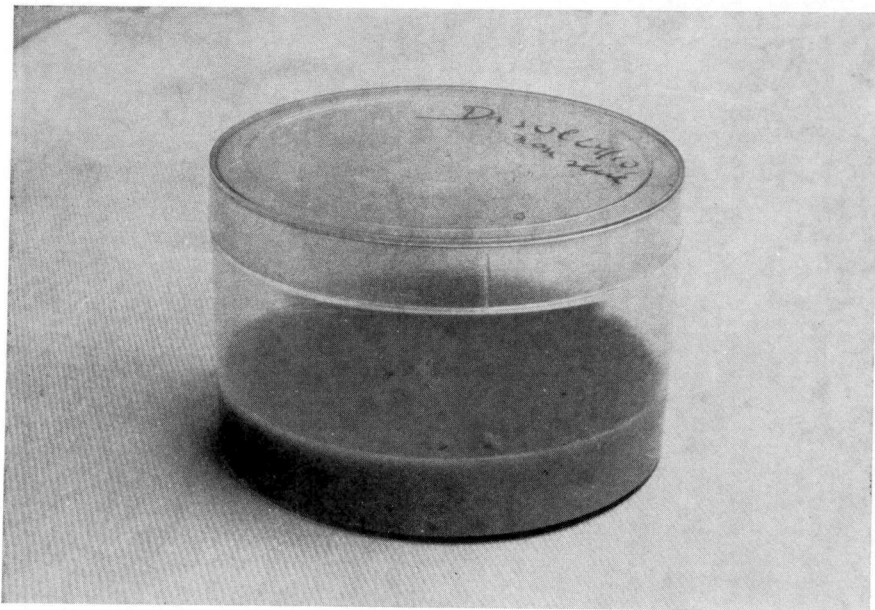


FIG. 4. — Boîte de milieu artificiel utilisée pour l'élevage de 30 larves de *Ch. suppressalis*

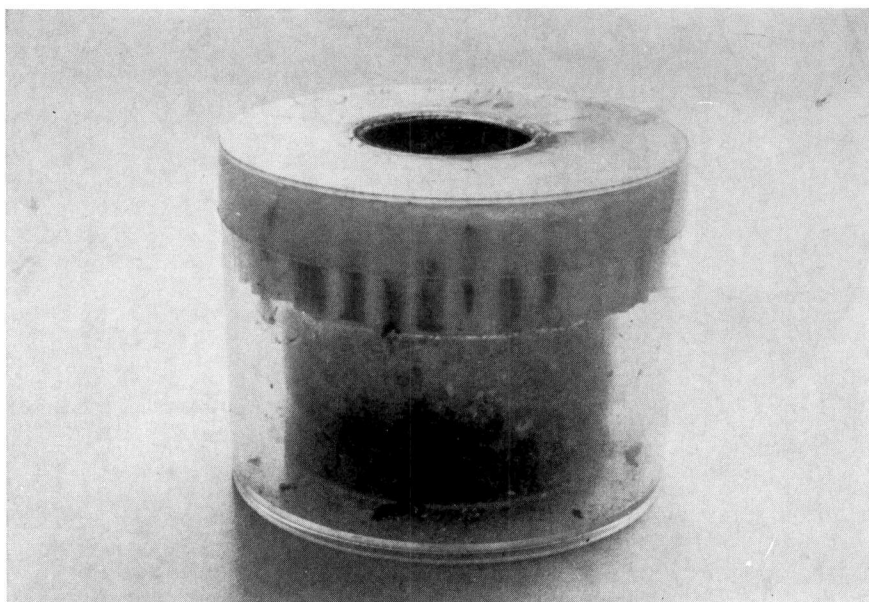


FIG. 5. — Dispositif utilisé pour la nymphose de *Ch. suppressalis*

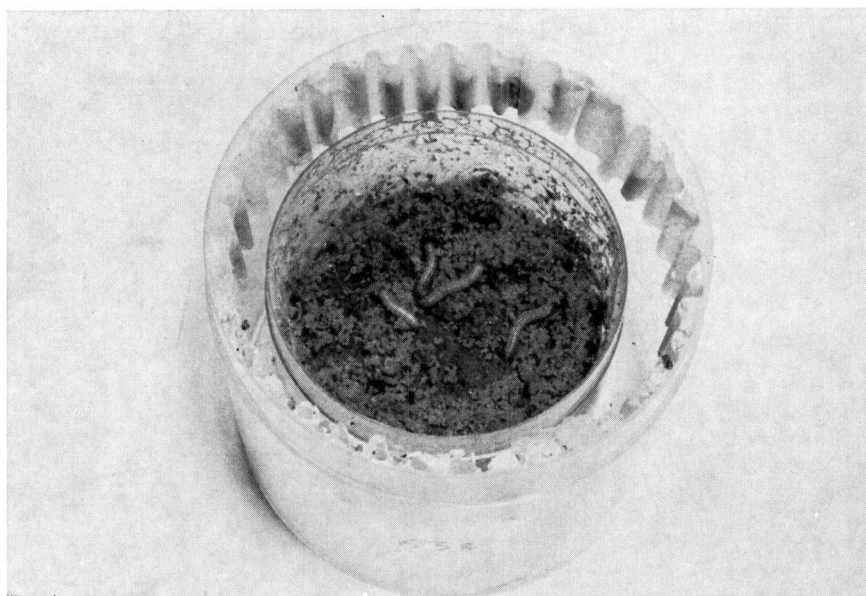


FIG. 6. — Boîte de nymphose ouverte, montrant des chrysalides et des larves âgées de *Ch. suppressalis*

sur les poudres et le tout est mélangé pendant 1 à 2 minutes à la vitesse de 20 000 tours par minute.

Le milieu encore chaud est coulé dans des boîtes en plastique cylindriques de 8 cm de diamètre et 6 cm de hauteur, sur une épaisseur de 1,0 à 1,5 cm (fig. 4). Jusqu'au lendemain matin les boîtes de milieu sont gardées ouvertes dans le laboratoire sous protection d'un papier filtre, afin de permettre l'évaporation de l'eau libre de surface. Les récipients sont ensuite placés dans une pièce à 11°C où le milieu peut être gardé pendant plusieurs semaines avant d'être utilisé. Une conservation à température plus basse (4 à 5°C) est préférable pour le milieu mais les risques de condensation sur les parois et les couvercles des boîtes sont alors plus importants.

b) Conditions du développement des larves.

La striation du milieu facilite l'installation des larves nouveau-nées ; celles-ci sont prélevées dans les boîtes d'incubation des œufs et déposées à l'aide d'un pinceau sur le milieu, à raison de 30 dans chaque récipient d'élevage. Les couvercles doivent assurer une bonne fermeture pour éviter la fuite des chenilles, qui se déplacent beaucoup durant les premières heures de leur vie.

L'élevage des larves est effectué dans une pièce conditionnée fonctionnant à 25°C, 70 p. 100 d'HR et à la photopériode 18 h/6 h. Dans ces conditions de température élevée et de jours longs, la diapause de la larve âgée est évitée.

Après 26 à 28 jours, beaucoup de larves ont terminé leur développement. Chaque boîte d'élevage est ouverte et placée dans une autre plus spacieuse, mesurant 10 cm de diamètre et 8 cm de hauteur et munie à la partie supérieure d'un anneau de papier cannelé (fig. 5). Les larves âgées manifestent un géotropisme négatif ; elles grimpent et viennent se nymphoser dans les cannelures du papier ; celui-ci demeure relativement sec et propre du fait qu'il n'est pas en contact avec le milieu. (fig. 6).

4. — Conditions du développement des nymphes

Les chrysalides sont prélevées 8 à 10 jours après la mise en place du dispositif de nymphose, puis une fois par semaine. Elles sont conservées à 25°C jusqu'à l'émergence des adultes.

III. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'élevage sur milieu artificiel de la Pyrale du riz a débuté en juillet 1971, à partir d'un grand nombre de larves récoltées en Camargue. Les techniques décrites ci-dessus ont permis de mettre au point une production permanente du ravageur en laboratoire. Grâce à l'étalement progressif des installations de larves nouveau-nées au cours des premiers mois d'élevage, il est actuellement possible de disposer chaque jour d'insectes de tous stades et de tous âges pour les besoins de l'expérimentation.

Les critères d'élevage évalués dans cette étude sont le rendement en nymphes et adultes, les durées de développement des divers stades et la fécondité des papillons.

1. — Rendement et sex-ratio

Dans les lots où le milieu demeure en bon état pendant toute la durée d'évolution des larves, le rendement obtenu atteint 90 à 95 p. 100 pour les nymphes et 85 à 90 p. 100 pour les adultes, par rapport aux larves nouveau-nées installées. Les pourcentages sont aussi élevés que ceux relevés par KAMANO (1969), à la fois sur milieu complexe et sur formule simplifiée. La mortalité larvaire survient en général au tout-début du développement, mais on observe aussi quelque cannibalisme chez des chenilles âgées, qui dévorent d'autres larves ou plus souvent des nymphes.

Le sex-ratio mâles/femelles est égal à 1,08 pour un total d'environ 7 500 papillons obtenus au cours de la première année d'élevage.

2. — Durées de développement des larves et des nymphes

La durée minimale de l'évolution larvaire s'élève à 26 jours à 25°C. Elle est donc longue par rapport à celle observée chez d'autres Lépidoptères élevés sur le même milieu et dans les mêmes conditions : 16 jours chez la Pyrale du maïs et le Carpocapse des pommes, 12 jours chez l'Eudémis de la vigne. La durée maximale est assez variable d'un lot d'élevage à l'autre mais elle ne dépasse pas 42 jours dans la majorité des cas. La durée moyenne pondérée du développement larvaire peut être fixée à 32 jours pour les individus mâles et 34 jours pour les femelles. A la même température l'évolution s'effectue à peu près à la même vitesse sur jeunes plants de riz, d'après les résultats de SATO (1964).

Cependant, même lorsque l'état sanitaire du milieu demeure très bon, il arrive que des chenilles tardent à se chrysalider, bien qu'elles aient effectué leur croissance au même rythme que les autres pendant les premières semaines. Ces individus continuent à s'alimenter de façon plus ou moins importante et présentent des mues surnuméraires sans montrer d'augmentation apparente de volume. Il semble que de telles larves subissent une sorte de quiescence ; elles peuvent se nymphoser après des durées atteignant 140 jours.

Par ailleurs, de façon générale, l'altération du milieu par des moisissures, des levures ou des fermentations bactériennes ralentit la croissance des larves et provoque l'apparition de mues surnuméraires. Selon la date à laquelle le milieu commence à s'altérer et selon la vitesse de multiplication des germes, les larves meurent ou parviennent à se nymphoser ; dans ce dernier cas les chrysalides meurent après avoir présenté un raccourcissement progressif de leur abdomen, ou donnent naissance à des papillons de petite taille, souvent malformés.

Dans les boîtes d'élevage de 30 larves, où chacune dispose d'environ 2 cc de milieu, l'évolution dure en moyenne 2 à 3 jours de moins que dans un élevage individuel. Par contre, pour plus de 30 chenilles la durée du développement s'accroît en fonction de leur nombre.

A 25°C, l'évolution nymphale s'effectue en 10 jours environ.

3. — Reproduction des adultes

Les papillons obtenus sur milieu artificiel (fig. 7) ont l'aspect général et les dimensions des insectes récoltés dans la nature. Dans la cage de ponte placée à 21°C, leur longévité est très variable et de l'ordre d'une semaine en moyenne. Elle est en général la plus importante chez les femelles, où elle dépasse parfois 20 jours. L'accouplement et la ponte peuvent être observés dès la première nuit suivant l'émergence mais la grande majorité des femelles pondent seulement à partir de la deuxième soirée.

Il est difficile d'évaluer dans la cage de ponte la fécondité des adultes qui semble d'ailleurs varier en fonction du nombre d'insectes mis en captivité. Il est nécessaire de grouper de grands nombres de papillons pour obtenir une ponte abondante mais on ne peut ensuite compter avec assez d'exactitude les très nombreux œufs obtenus, qui ne se distinguent pas facilement les uns des autres dans les ooplaques. Il a paru préférable de mesurer la fécondité de couples de papillons isolés dans des boîtes en plastique. Tous les couples ne pondent pas ; ceux qui se reproduisent montrent une fécondité moyenne de l'ordre de 200 œufs.

La durée d'incubation des œufs varie de 9 à 14 jours à 21°C et de 6 à 9 jours à 25°C. Cependant, les chenilles d'une même ooplaque éclosent presque simultanément.

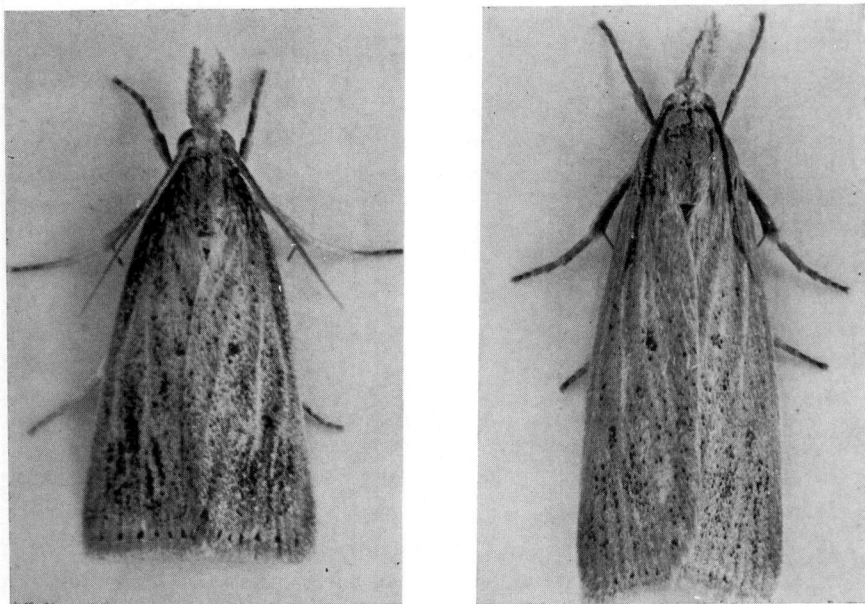


FIG. 7. — *Papillons de Ch. suppressalis obtenus en élevage* ($\times 5$)
♂ à gauche, ♀ à droite

4. — *Durée d'évolution d'une génération*

Dans les conditions d'élevage décrites (développement larvaire et nymphal à 25°C et en jours longs, reproduction à 21°C et en éclairage naturel), la durée minimale d'une génération complète est de 45 jours ; la durée moyenne peut être évaluée à 56 jours, comportant 11 jours d'incubation de l'œuf, 43 jours de développement larvaire et nymphal et 2 jours de préoviposition chez l'adulte.

5. — *Problèmes posés par une production plus massive de Ch. suppressalis*

La mise au point de techniques d'élevage plus massif a fait l'objet d'une première série d'essais, mais elle se heurte à différents problèmes. La principale difficulté réside dans la lenteur du développement larvaire de la Pyrale. Il importe de déterminer un milieu alimentaire qui soit très favorable à la survie et à la croissance des chenilles, et qui se conserve bien pendant au moins deux mois d'élevage à une température élevée. De toutes les préparations essayées par nous-mêmes jusqu'ici, celles à la semoule de maïs sont les meilleures pour le premier critère, mais elles présentent l'inconvénient de s'altérer facilement malgré l'incorporation de nipagine, d'acide benzoïque et d'auromycine. Les milieux fermentent ou sont envahis peu à peu par des levures ou des moisissures. Il est probable que la semoule de maïs intervient à la fois comme substance de substrat, absorbant de l'eau et ameublissant le milieu, et comme matière

nutritive. Lorsqu'on la supprime et que l'on ajoute de la cellulose, dont le pouvoir de rétention d'eau est meilleur, les milieux se conservent beaucoup mieux ; cependant, la période de développement des larves est prolongée dans tous les essais effectués. Il est donc nécessaire de poursuivre les recherches relatives à la composition du milieu artificiel.

Une autre difficulté de l'élevage de masse tient au comportement de la chenille âgée de *Ch. suppressalis*, qui se déplace beaucoup avant de se nymphoser, manifestant un géotactisme négatif. Elle réussit ainsi souvent à s'échapper des boîtes d'élevage, s'aplatissant sous le bord des couvercles, agrandissant les fissures des plastiques durs et forant des trous dans les plastiques souples. Les récipients présentant des angles sont donc à exclure dans l'élevage de la Pyrale du riz, car les coins s'émoussent ou s'ébrèchent au cours des lavages et des manipulations. Une production de masse exige l'emploi de récipients arrondis et à couvercles bien ajustés. En outre, le matériau des boîtes d'élevage doit être rigoureusement incolore ; l'emploi de plastique opaque ou transparent mais coloré a pour effet de ralentir la croissance des larves, provoquant une diapause dans certains cas. Or, il semble difficile de trouver dans le commerce des récipients de grand volume qui répondent à toutes les exigences considérées.

La récolte des chrysalides constitue la troisième difficulté essentielle d'une production massive. En l'absence d'un support de nymphose, les chenilles se métamorphosent dans le milieu ou à sa surface, mais dans ce cas beaucoup de chrysalides meurent en cours d'évolution ou donnent naissance à des adultes malformés. Il est donc indispensable d'offrir aux larves âgées un support de nymphose. Ce dernier ne doit pas être en contact avec le milieu. Il faut le placer par exemple dans une hausse de nymphose, dans laquelle les larves grimpent à travers une paroi perforée. Le papier ondulé est très pratique d'emploi dans un élevage à l'échelon du laboratoire. Par contre, dans une production massive où il faut augmenter au maximum la densité de population des insectes, le papier présente l'inconvénient d'être rapidement mouillé et sali par les nombreuses chenilles qui le parcourent, le dévorent ou l'agglutinent en tissant leurs cocons. L'émergence des papillons peut être ainsi gênée et des moisissures risquent de se développer, dangereuses pour l'état sanitaire de l'élevage. Il importe donc de rechercher un support de nymphose plus satisfaisant.

Enfin, les effets néfastes de la consanguinité chez la Pyrale du riz, mis en évidence par KAMANO et FUKUYA (1965) exigeront sans doute l'apport périodique d'insectes de la nature dans une production massive de longue durée.

IV. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

L'élevage de *Chilo suppressalis* a été mis au point à l'échelon du laboratoire, à partir d'une souche importante de chenilles récoltées dans les rizières de Camargue en août 1971. Les larves sont alimentées en groupe sur un milieu artificiel simple à base de semoule de maïs et de germe de blé, dont la formule est très proche de celle composée par PORTOUT et BUES (1970) pour le développement de nombreuses espèces de Noctuelles.

Dans l'élevage pratiqué en lots de 30 larves, le rendement en adultes obtenus est excellent ; il atteint régulièrement 85 à 90 p. 100.

Dans les conditions de température et de photopériode adoptées, la durée minimale du cycle évolutif est de 45 jours. L'élevage fonctionne au rythme moyen d'une génération tous les 56 jours. Les chenilles âgées ne subissent pas de diapause, mais certaines d'entre elles semblent demeurer en quiescence pendant plusieurs semaines avant de se nymphoser. La fécondité moyenne est de l'ordre de 200 œufs par femelle.

Après l'élevage d'une dizaine de générations successives, la vigueur et la reproduction des insectes élevés ne semblent pas amoindries. Les femelles produites sont attractives pour les mâles de la nature, ce qui permet de pratiquer le piégeage sexuel dans les rizières en été.

Un « effet de groupe » stimulant pour l'évolution larvaire se manifeste dans l'élevage. La durée moyenne du développement des chenilles élevées en lots de 30 est en effet inférieure de 2 à 3 jours à celle observée en élevage individuel. Le phénomène peut être rapproché du gréganisme observé chez les larves de *Ch. suppressalis* dans les plants de riz, au moins à certaines périodes de leur vie.

Une quantité moyenne de 2 cc de milieu par larve installée apparaît très favorable à l'évolution de l'insecte, dans les conditions d'élevage décrites. Le prix du milieu nécessaire à une production de laboratoire est d'environ 0,60 F pour 100 papillons (l'agar utilisé n'est pas un produit de laboratoire, mais un produit moins coûteux, d'utilisation courante en alimentation humaine).

Les techniques décrites permettent aisément une production régulière de 100 à 200 papillons par jour, mais les recherches s'orientent vers la mise au point d'un élevage plus massif. Malgré la facilité avec laquelle les larves de *Ch. suppressalis* peuvent se développer en groupe, des problèmes se posent encore. Le plus important concerne la composition du milieu alimentaire, qui doit permettre la croissance la plus rapide des larves tout en restant indemne de levures, moisissures et fermentations pendant au moins deux mois d'élevage. Par ailleurs, les premières tentatives de production de masse réalisées montrent la nécessité impérieuse d'utiliser des récipients d'élevage qui répondent de façon précise aux exigences particulières de l'évolution et du comportement des chenilles de la Pyrale du riz.

Reçu pour publication en juin 1973.

SUMMARY

LABORATORY REARING OF THE RICE STEM BORER ON AN ARTIFICIAL DIET

A continuous laboratory rearing of the Rice stem borer (*Chilo suppressalis* WALKER), recently introduced in Camargue, has been realised. The essential purpose was to obtain available insects for experimentation. The larvae are reared by groups on a relatively simple artificial diet which consists of water, agar, corn meal, wheat germ, brewer's yeast, ascorbic acid, benzoic acid, nipagin and aureomycin. The formula is the same PORTOUT and BUES (1970) realised for several Noctuids; its composition has been slightly modified. The preparation of the diet is described, as well as the techniques used to rear the different stages of the insect.

The achieved results are fairly interesting. The yield in adults reaches regularly 85-90 p. 100. Under the fixed conditions of temperature and photoperiod, the rearing works at the average rhythm of one generation every 56 days. The mean fecundity is about 200 eggs per female.

After breeding about 10 successive generations, the vigour and the multiplication of the reared insects do not seem reduced. The females are able to be used for sexual trapping in rice-fields.

About 2 ml of diet per larva appears to be very favourable to the insect growth. The mean cost is about 0,6 centimes per adult.

The given techniques allow easily a regular production of 100-200 adults a day. The mass breeding of *Ch. suppressalis* will be interesting for biological control applications in Camargue area, where the nature has to be particularly preserved. The difficulties of mass breeding are discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- HORMCHONG T., SRITHUNYA S., PODHISRITONG P., 1972. Mass rearing of rice stem borers. *Jap. Pesticide Inform.*, n° 10, 126-127.
- INOUE H., OKADA T., 1966. A simple wheat bran diet supplemented with ascorbic acid for aseptic cultivation of the rice stem borer, *Chilo suppressalis*. *Proc. Assoc. Pl. Prot. Kyushu*, 12, 48-50.
- ISHII S., 1971. Nutritional studies of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* WALKER, and its mass rearing. *Entomophaga*, 16 (2), 165-173.
- KAMANO S., 1969. Paper presented at F. A. O. - I. A. E. A. joint meeting on « Coordination and planning on rice stem borer control and eradication », Bangkok, nov. 1969.
- KAMANO S., FUKUYA M., 1965. On the successive rearing of rice stem borer on the artificial diets under aseptic conditions. IV. The inbreeding and the rotational breeding of the rice stem borer. (Jap., rés. angl.) *Jap. J. appl. Ent. Zool.*, 9 (2), 89-93. Tokyo.
- KAMRAN M. A., 1970. An improved method for laboratory rearing of *Chilo suppressalis* in the Philippines. *Int. Rice Comm. Newsletter*, 29 (3), 23-26. (F. A. O.)
- LAZAREVIC B., 1961. Inquiries into the resistance of some hybrid corns towards the corn borer. *Ann. Epiphyties*, 12 (4), 405-411.
- POITOUT S., BUËS R., 1970. Élevage de plusieurs espèces de Lépidoptères Noctuidae sur milieu artificiel riche et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 2 (1), 79-91.
- SALAMA H. S., TOLBA R. A., 1967. A simple artificial diet for rearing corn borers (*Chilo suppressalis*). *Bull. Soc. entomol. Egypte*, 60 (51), 151-152.
- SATO Y., 1964. A simple technique for mass rearing the rice stem borer on rice seedlings. (Jap., rés. angl.) *Jap. J. appl. Entomol. Zool.*, 8, 6-10.
- SATO Y., SAKAI M., 1972. Mass rearing of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* WALKER. Rearing on rice seedlings. *Jap. Pesticide Inform.*, n° 10, 128.

ÉLEVAGE D'UN BIOTYPE DE *MYZUS PERSICAE* SULZER SUR MILIEU SYNTHÉTIQUE

II. — INFLUENCE DE LA QUALITÉ DE L'ALIMENTATION AZOTÉE SUR LA BIOLOGIE DU PUCERON

G. MASSONIE

avec la collaboration technique de J.-C. MEYMERIT

Station de Zoologie,
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
Villenave d'Ornon,
33140 Pont de la Maye

RÉSUMÉ

Des larves de *Myzus persicae* ont été élevées sur des solutions nutritives dont la composition qualitative et parfois quantitative en azote est variable.

L'étude du potentiel biotique indique que dans nos conditions expérimentales et pour la lignée étudiée :

1° La méthionine est un acide aminé indispensable.

2° Suivant la qualité de l'aliment azoté, l'histidine et l'isoleucine sont ou ne sont pas des acides aminés indispensables.

3° La composition qualitative et quantitative de la ration azotée influence la morphogénèse du puceron.

4° La suppression de l'isoleucine ne modifie pas la valeur phagostimulante d'un milieu renfermant tous les autres acides aminés.

5° La fécondité d'un élevage conduit sur un milieu synthétique présente, d'une génération à l'autre, d'importantes fluctuations dont l'origine n'a pu être déterminée.

I. — INTRODUCTION

De nombreux travaux sont actuellement consacrés à l'étude des besoins trophiques de pucerons élevés sur milieux synthétiques (AUCLAIR, 1969), (MASSONIE, 1971 a). Les besoins qualitatifs en aliments azotés ont été étudiés chez *Myzus persicae*

par DADD et KRIEGER (1968). La connaissance des besoins qualitatifs devrait faciliter l'interprétation des résultats de l'analyse chimique des aliments naturels du puceron (VAN EMDEN et BASHFORD, 1971). Aussi, nous avons étudié l'influence de la qualité de l'alimentation sur la survie et le potentiel biotique d'une lignée de *M. persicae*.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans une publication antérieure (MASSONIÉ, 1971 *b*), nous avons indiqué la composition du milieu synthétique de référence (milieu A 1) utilisé pour le maintien d'un élevage de masse ainsi que les conditions expérimentales dans lesquelles les élevages sont réalisés. Les données définies lors de cette expérimentation ont été appliquées au cours de la présente étude, aussi nous ne reprendrons que les points particuliers aux nouveaux essais.

A. — Composition des solutions nutritives

Les différentes formules partent d'une même composition de base ; on ne fait varier que la quantité et la nature des substances azotées représentées uniquement par des acides aminés. Dans la majorité des cas, la quantité d'acides aminés est de 3 grammes pour 100 ml. Cependant, nous avons réalisé des dilutions de certaines formules, afin de tester la validité des conclusions qualitatives en fonction de la dose d'azote total du milieu. La composition des différents milieux soumis à l'expérimentation est indiquée au tableau 1.

B. — Origine des pucerons élevés sur les différents milieux synthétiques

Les pucerons étudiés proviennent de la descendance d'une femelle aptère multipliée parthénogénétiquement sur feuilles cotylédonnaires de radis puis sur milieu synthétique. Les essais ont porté sur des larves âgées de moins de 24 heures qui étaient transférées directement du radis sur le milieu étudié, ou bien proviennent d'un élevage de masse sur le milieu A 1.

Les élevages avec les milieux A 1, A 3, A 4, A 5, ont été réalisés avec des larves prélevées sur radis, les autres élevages avec des larves appartenant à différentes générations de l'élevage maintenu sur le milieu A 1. Nous n'indiquons pas à quelle génération de l'élevage A 1 appartenaient les larves transférées aux autres milieux car les prélèvements s'échelonnent de la 10^e à la 43^e génération apparue sur le milieu A 1, donc après épuisement des réserves transmises par les pucerons élevés sur radis.

C. — Critères employés pour juger la qualité de l'aliment azoté

1. Succession des générations.

Pour les différentes générations élevées sur un même milieu, nous déterminons la durée de développement, de la naissance au début du stade de reproduction, la mortalité intervenant pendant cette période ou d'autres périodes définies dans le texte, ainsi que la taille des adultes aptères. Lorsque nous constatons pour une génération nouvelle que les valeurs des critères énoncés sont à peu près identiques à celles de la génération précédente, nous concluons que la formule considérée est apte à assurer l'élevage permanent des pucerons. En effet, le niveau auquel se stabilisent les différents indices traduit les possibilités du milieu d'alimenter les pucerons après épuisement des réserves transmises par les géniteurs. Les données bibliographiques concernant l'épuisement des réserves maternelles au cours des générations successives (DADD, 1967), (DADD et KRIEGER, 1968), (EHRHARDT, 1968), indiquent qu'il est nécessaire de poursuivre les observations pendant plusieurs générations. En règle générale, nous avons étudié trois générations. L'effectif initial de chaque génération est de 350 larves, premières nées de la génération précédente (7 répétitions de 50 larves).

2. Fécondité.

La fécondité indiquée au tableau 2 est en règle générale celle de la troisième génération obtenue sur un milieu donné, au 19^e jour de reproduction des aptères. Elle correspond à la moyenne

TABLEAU I

1. *Éléments communs à toutes les formules de milieux synthétiques*

Saccharose : 15 g ; Vitamines (en mg)

Acide ascorbique	150	Choline	50
Acide folique	0,5	Inositol	50
Acide nicotinique	10	Pyridoxine ...	2,5
Acide panthoténique....	5	Riboflavine....	0,5
Biotine	0,1	Thiamine	2,5

Sels minéraux (en mg)

Sulfate de magnésium	123
Hydrate de phosphate dipotassique....	750
Chlorure de fer	0,82 = 230 µg de métal
Chlorure de zinc	0,70 = 336 µg —
Chlorure de manganèse	0,41 = 113 µg —
Chlorure de cuivre	0,10 = 65 µg —
EDTA de sodium	5,11 =

Eau permutée : compléter à 100 ml

2. *Composition en L acides aminés des différentes formules de milieux synthétiques*
(en mg pour 100 ml)

A 1*	(2970 et 480) : alanine (520), arginine (270), asparagine (550), ac. aspartique (140), cystéine (40), ac. glutamique (140), glutamine (150), glycolle (80), histidine (80), isoleucine (80), leucine (80), lysine (120), méthionine (80), phényl-alanine (70), proline (80), sérine (180), thréonine (140), tryptophane (80), tyrosine (10) valine (80).						
A 1 bis	(1200 et 194) : dilution de A 1.						
A 2	(2970 et 485) : <i>id.</i> A 1, mais méthionine (0), alanine (600), sulfate de magnésium (255).						
A 3	(2970 et 479) : <i>id.</i> A 1, mais isoleucine (0), alanine (600).						
A 4	(2970 et 459) : <i>id.</i> A 1, mais isoleucine (500), alanine (100).						
A 5	(2970 et 469) : <i>id.</i> A 1, mais isoleucine (0), leucine (0), valine (0), alanine (760).						
A 5 bis	(900 et 142), dilution de A 5.						
A 6	(2970 et 489) : <i>id.</i> A 1, mais histidine (0), isoleucine (0), leucine (0), valine (0), alanine (840).						
A 6 bis	(900 et 148) : dilution de A 6.						
B 1	(3000 et 454) : alanine (700), asparagine (640), ac. aspartique (190), ac. glutamique (190), glutamine (190), glycolle (200), histidine (80), isoleucine (80), méthionine (80), proline (300), sérine (350).						
B 2	(3000 et 456) : <i>id.</i> B 1, mais histidine (0), isoleucine (0), alanine (750), asparagine (700), proline (350).						
B 3	(3000 et 452) : <i>id.</i> B 1, mais histidine (0), alanine (780).						
B 4	(3000 et 458) : <i>id.</i> B 1, mais isoleucine (0), alanine (780).						
C	(3000 et 466) : alanine (2920), méthionine (80).						
pH	<table> <tr> <td>{ série A et dilutions....</td><td>6,6 ± 0,2</td></tr> <tr> <td>{ série B</td><td>5,2 ± 0,1</td></tr> <tr> <td>{ série C</td><td>7,0 ± 0,1</td></tr> </table>	{ série A et dilutions....	6,6 ± 0,2	{ série B	5,2 ± 0,1	{ série C	7,0 ± 0,1
{ série A et dilutions....	6,6 ± 0,2						
{ série B	5,2 ± 0,1						
{ série C	7,0 ± 0,1						

A 1* : le premier chiffre (2970) indique la quantité d'acides L aminés le second (480) la quantité correspondante d'azote total.

TABLEAU 2

Influence de la qualité de l'alimentation azotée sur la survie de Myzus persicae et la fécondité des aptères ($20 \pm 2^\circ$)

Dénomination des milieux synthétiques (1)	Génération (2)	Fécondité moyenne (3)
A 1*	2	234 $\pm$ 68
	7	262 81
	16	365 40
	35	287 37
	42	521 50
A 2	2**	
A 3	7	263 52
A 4	7	254 24
A 5*	2	286 53
	7	220 40
	16	314 35
	35	297 55
A 6	3	233 47
A 1 bis	6	167 37
A 5 bis	3	125 27
A 6 bis	3	160 16
B 1	3	184 35
	5	non étudiée
	4	id.
B 2	3**	
	2**	
	2**	
B 3	2**	
B 4	3**	
	4**	
C	3	95 23
	5	non étudiée

(1) Voir tableau 1.

(2) Le test de fécondité concerne la génération indiquée.

(3) La fécondité moyenne est évaluée sur 19 jours de reproduction. Elle correspond à la moyenne des larves dénombrées dans 10 à 15 répétitions, indépendamment de la mortalité des adultes pendant la durée du test. Une répétition comprend 10 adultes élevés sur un même sachet nutritif.

* Élevages en cours.

** Mort de l'élevage pendant la génération indiquée.

En l'absence d'autres indications (*, **) les élevages ont été arrêtés volontairement, la formule considérée paraissant apte à assurer un élevage permanent.

de 10 à 15 répétitions. Une répétition comprend 10 virginipares aptères élevées sur un même sachet nutritif. Nous indiquons la moyenne des larves nées dans les différentes répétitions, indépendamment de la mortalité des adultes pendant la durée des observations.

3. *Morphogénèse.*

Des tests préalables effectués sur fragments de plante ont permis d'établir que la lignée utilisée est sensible à l'effet de groupe s'exerçant directement sur les jeunes larves et indirectement par l'intermédiaire des parents aptères en début de reproduction (MASSONIÉ, non publié). Le nombre de larves placées sur un même sachet nutritif étant important, les pucerons sont donc placés dans des conditions favorables à l'effet de groupe. (SUTHERLAND et MITTLER, 1971).

4. *Valeur appétitive de l'isoleucine.*

La valeur appétitive d'un milieu synthétique dépend de la quantité d'acides aminés ainsi que de la présence et de la concentration de certains acides aminés (MITTLER, 1967), (HARREWIJN et NOORDINK 1971). L'effet appétitif de l'isoleucine a été évalué en mesurant l'importance de la prise de nourriture par les pucerons (AUCLAIR, 1965). Des larves âgées de moins de 24 heures, provenant de l'élevage de masse sur radis, ont été élevées sur deux milieux : l'un renfermant 80 mg d'isoleucine (A 1), l'autre dépourvu de cet acide aminé (A 3). Les quantités ingérées ont été mesurées quotidiennement et le poids des larves déterminé en début et en fin d'expérience. Les conditions d'environnement sont les mêmes pour tous les élevages. Les tests comprennent 14 répétitions de 40 larves.

III. — RÉSULTATS

Des sondages réalisés en 2^e, 7^e, 16^e, 35^e et 42^e génération d'un élevage maintenu sur le milieu A 1 ; et 2^e, 7^e, 16^e et 35^e génération d'un élevage sur le milieu A 5, révèlent d'importantes variations de fécondité d'une génération à l'autre. En conséquence, la comparaison des fécondités n'est qu'indicative.

A. — *Suppression de la méthionine* (Traitement A 2, tabl. 2)

En l'absence de cet acide aminé, les pucerons qui parviennent à atteindre le stade adulte et à se reproduire sont très peu nombreux (6 sur 350) et leur descendance meurt dès les premiers stades du développement larvaire.

B. — *Suppression de l'isoleucine, de la leucine, de la valine et de l'histidine* (tabl. 2 et 3)

Ni l'omission de l'isoleucine (A 3) ni l'apport d'une grande quantité de cet acide aminé (A 4), ni l'omission des groupes : isoleucine + leucine + valine (A 5) et isoleucine + leucine + valine + histidine (A 6) ne modifie de façon marquée le potentiel biotique des pucerons qui demeure comparable à celui observé sur le milieu de référence A 1.

Ainsi, la durée de développement : 12 ± 2 jours, la mortalité pendant cette période (10 p. 100 maximum), la fécondité des différents élevages, sont comparables.

La diminution de la quantité d'acides aminés, de 3 à 0,9 grammes pour 100 millilitres, provoque quel que soit le milieu, A 5 bis ou A 6 bis, une augmentation de l'hétérogénéité des élevages. La durée du développement est portée à 16 ± 3 jours ; la mortalité pendant le développement peut atteindre 30 p. 100 tandis que la taille, la longévité et la fécondité des adultes diminuent. Ces observations sont de même nature mais plus accentuées que celles notées sur A 1 bis.

En conclusion, dans le cadre de la formule considérée et pour des teneurs en L acides aminés comprises entre 0,9 et 3 grammes pour 100 millilitres + (0,14 à 0,49 p. 100 d'azote total) le groupe constitué par l'histidine, l'isoleucine, la leucine et la valine, n'est pas indispensable pour *Myzus persicae*.

TABLEAU 3

Influence de l'isoleucine sur l'ingestion et l'évolution pondérale
des larves de *Myzus persicae*

Périodes considérées	Ingestion moyenne (en microgr.)		Poids moyen des larves (en microgr.) au début et à la fin des essais		Coefficient d'utilisation de la nourriture ingérée (%)	
	A 1	A 3	A 1	A 3	A 1	A 3
5 ^e jour d'élevage sur les milieux synthétiques étudiés.....	413	388	98	96		
6 ^e jour	485	464				
7 ^e jour	523	555	264	256		
Total	1 421	1 407	(+ 166)	(+ 160)	11,68	11,37

N. B. : A 1 renferme 80 mg d'isoleucine pour 100 millilitres ;

A 3 est dépourvu de cet acide aminé.

Pour toutes explications, se reporter au paragraphe « Matériel et Méthodes ».

L'omission de l'isoleucine ne modifie pas les quantités de liquide nutritif ingéré par les larves de *M. persicae*. Dans le cas des milieux A 1 et A 3, le coefficient moyen d'utilisation de la nourriture, du 5^e au 7^e jour inclus de développement larvaire, est de l'ordre de 11 p. 100 (tabl. 3). Les données indiquent qu'en proportion de leur poids, les jeunes larves (5^e jour) ingèrent plus de nourriture que les larves plus âgées (7^e jour).

C. — Suppression de nombreux acides aminés : milieux C, B 1, B 2, B 3, B 4, (tabl. 2).

Un apport azoté ne comprenant que la méthionine et l'alanine permet la survie des pucerons (C). Leur développement est lent : 18 ± 3 jours, et hétérogène ; la mortalité pendant le développement est de l'ordre de 30 p. 100, les adultes sont de petite taille et peu féconds. Le potentiel biotique, stable d'une génération à l'autre, demeure cependant assez élevé pour assurer la permanence de l'élevage.

L'apport de méthionine, d'alanine, d'acide aspartique, d'asparagine, d'acide glutamique, de glutamine, de glycofolle, de proline et de sérine, provoque la mort de l'élevage (B 2). Trois tentatives d'élevage ont été réalisées et le nombre total de larves placées sur ce milieu s'élève à 2 450. Les tentatives ont échoué soit pendant le développement larvaire de la deuxième génération, soit pendant celui de la troisième génération. Le développement est très lent, supérieur à 20 jours, très hétérogène ; la

mortalité larvaire est importante : en première génération, 50 p. 100 de l'effectif initial a disparu au 15^e jour d'élevage. Les adultes sont de petite taille et peu féconds.

L'addition d'isoleucine (B 3) n'améliore pas le milieu B 2 ; par contre l'addition d'histidine (B 4) provoque une amélioration fugace. Cette amélioration est très sensible en première génération, puis l'élevage décline rapidement et disparaît pendant le développement larvaire de la quatrième génération. L'apport simultané au milieu B 2 d'isoleucine et d'histidine permet d'obtenir un élevage permanent (B 1). Le potentiel biotique des pucerons de cet élevage est supérieur à celui des pucerons élevés avec le milieu C mais il demeure plus faible que celui des pucerons élevés avec les milieux A 1, A 3, A 4, A 5, A 6.

En conclusion, suivant la composition qualitative de l'aliment azoté, les acides aminés histidine et isoleucine sont indispensables ou non indispensables à la survie de M. persicae.

D. — Morphogenèse

De la 39^e à la 47^e génération, le pourcentage d'ailés apparus dans les élevages réalisés avec les milieux A 1 et A 5 varie avec la génération considérée. Il est beaucoup plus important dans les élevages avec le milieu A 1 : fluctuations de 8 à 42 p. 100, que dans les élevages avec le milieu A 5 ; fluctuations de 0 à 12 p. 100, bien que l'effet de groupe s'exerçant dans les deux élevages soit comparable et élevé. L'omission simultanée de l'isoleucine, de la leucine et de la valine exerce donc une influence aptérisante (MITTLER et DADD, 1966), bien que le potentiel biotique des pucerons élevés en l'absence de ces acides aminés paraisse comparable à celui des pucerons élevés en leur présence. Néanmoins, la règle générale est que l'effet aptérisant est d'autant plus fort que les milieux affectent défavorablement le potentiel biotique des pucerons (MITTLER et KLEINJAN, 1970). Ainsi, nous n'observons jamais d'ailés dans les élevages avec les milieux C, B 2, B 3, B 4, A 5 bis et A 6 bis.

IV. — DISCUSSION

Les variations de fécondité des différentes générations d'un même élevage (milieu A 1 et A 5) intègrent de nombreux facteurs qui nous échappent mais elles n'affectent pas les conclusions de ce travail. En effet, plusieurs tentatives d'élevage permettent de confirmer en cas d'échec que ce dernier est uniquement imputable à la composition du milieu synthétique.

DADD et KRIEGER ont établi, par omission individuelle des différents acides aminés, que la méthionine, l'isoleucine et l'histidine sont des acides aminés indispensables pour *M. persicae*. Dans l'hypothèse où les résultats ne sont pas influencés par des conditions expérimentales quelque peu différentes, les diverses lignées d'une même espèce de pucerons n'auraient pas les mêmes besoins en acides aminés indispensables.

A partir de la méthionine et de l'alanine, *M. persicae* peut synthétiser grâce à ses endosymbiontes (MITTLER, 1971) tous les acides aminés nécessaires à l'édification des protéines de ses tissus (C). Il est donc surprenant de constater que l'histidine et l'isoleucine s'avèrent indispensables à la survie du Puceron lorsque le milieu renferme

les acides aminés : méthionine, alanine, acide aspartique, asparagine, acide glutamique, glutamine, glycocole, proline et sérine (B 2). En l'état actuel des travaux, cette constatation ne peut être expliquée car les modifications qualitatives de la ration azotée se répercutent sur des facteurs non-contrôlés du milieu, en particulier le pH, la pression osmotique et la valeur phagostimulante. Les répercussions sur la dose en azote total sont faibles (tabl. 1), aussi leur incidence peut être tenue pour négligeable (DADD et KRIEGER, 1968), (MASSONIÉ, 1971 b).

Le pH des milieux de la série B est plus bas que celui des milieux des séries A et C (tabl. 1). La survie des pucerons en milieu acide demeure cependant possible mais leurs exigences sont plus importantes. La présence de l'histidine et de l'isoleucine devient nécessaire (tabl. 2). Cependant, l'on ne peut conclure à la seule action du pH puisque simultanément d'autres facteurs du milieu, déjà cités, ont été modifiés.

L'omission de la méthionine et à un moindre degré, de l'histidine ou de la cystéine provoque une diminution considérable de l'ingestion entraînant une moindre croissance larvaire (MITTLER, 1967 a, 1970), (HARREWIJN et NOORDINK, 1971). L'addition d'acide aspartique à une solution pure de saccharose provoque un effet répulsif. (MITTLER, 1967 b).

Nous constatons que l'excrétion de miellat par les pucerons est moindre lorsque les milieux leur sont défavorables que lorsqu'ils leur sont favorables. Mais de simples observations visuelles sont insuffisantes pour conclure à des différences dans la valeur phagostimulante du milieu permettant la survie des pucerons (C) et ceux provoquant leur mort (B 2, B 3, B 4).

La mort des pucerons pourrait avoir d'autres causes que la faible valeur phagostimulante des milieux défectueux. D'une part, les milieux renferment la même quantité de méthionine, acide aminé dont l'incidence sur la phagostimulation est déterminante (MITTLER, 1967 a). D'autre part, l'amélioration de l'élevage consécutive à l'apport d'histidine devrait être permanente si l'origine de cette amélioration était uniquement imputable à une augmentation de la phagostimulation.

L'absence d'un phagostimulant connu, dépourvu de valeur nutritive qui rendrait identique la valeur appétitive des différents milieux synthétiques constitue un handicap méthodologique considérable. En effet, une diminution de la valeur phagostimulante des milieux pourrait, suivant son intensité, provoquer l'apparition de facteurs limitants, sinon modifier les interrelations entre éléments ingérés (RETNAKARAN et BECK, 1967) ou être à l'origine d'un état de jeûne chronique. Les relations puceron-endosymbiontes pourraient être modifiées car la suppression des oligo-éléments des milieux synthétiques entraîne l'élimination des symbiontes de *Neomyzus circumflexus* (EHRHARDT, 1968). Or, *M. persicae* ne peut effectuer la synthèse des acides aminés indispensables que s'il est pourvu de ses endosymbiontes (DADD et KRIEGER, 1968 ; MITTLER 1971).

L'on peut également considérer que la mort des pucerons résulte de la faible valeur nutritive de l'aliment azoté plutôt que de l'incidence des diverses modifications du milieu (pH, pression osmotique, valeur phagostimulante) sur le comportement et la physiologie du Puceron. Dans cette hypothèse, les proportions entre acides aminés influenceraient le rendement, sinon la possibilité, de la synthèse des acides aminés indispensables dont le liquide nutritif est dépourvu. L'on peut supposer que :

1° Les mécanismes d'interconversion permettant la synthèse des acides aminés manquants, à partir de ceux fournis en excès, seraient contrôlés par des phénomènes

de rétroinhibition, phénomènes mis en évidence chez *Echerichia coli* (COHEN, 1967). En effet, la synthèse de certains acides aminés, produits terminaux des voies métaboliques, est lente, (STRONG et SAKAMATO, 1963). En admettant que la vitesse de synthèse des différents acides aminés n'est pas identique, l'on peut considérer que l'accumulation de certains d'entre eux peut entraîner le blocage de la chaîne de synthèse des autres.

2° La composition de la ration azotée modifierait les relations puceron-symbiontes.

La valeur nutritive de la ration azotée dépend plus de sa composition qualitative que de sa composition quantitative (tabl. 2). Ce résultat appliqué aux relations plante-puceron s'avère particulièrement intéressant. La principale source d'azote des pucerons élevés sur plante, sinon la seule en l'absence de protéases salivaires formellement identifiées, est constituée par les acides aminés présents dans la sève élaborée (AUCLAIR, 1963). Or la composition de cette dernière varie considérablement et le nombre d'acides aminés qu'elle renferme est parfois fort restreint (MITTLER, 1958). Lorsque la ration azotée est dépourvue, ou renferme des quantités trop faibles de certains acides aminés la survie des pucerons fixés au végétal dépendra de leur capacité de synthèse. Les facteurs susceptibles de modifier les capacités de synthèse des pucerons sont donc particulièrement importants.

V. — CONCLUSIONS

Le principal objectif de ce travail a été d'étudier l'influence de la qualité de l'alimentation azotée sur la survie et le potentiel biotique d'une lignée de *Myzus persicae*. La méthionine est indispensable car le mélange des 19 autres acides aminés ne peut assurer la survie des pucerons. Le caractère indispensable ou non indispensable de l'histidine et de l'isoleucine dépend de la composition de la fraction azotée. L'histidine et l'isoleucine ne s'avèrent pas indispensables lorsque le mélange des 20 acides aminés est dépourvu de l'histidine de l'isoleucine, de la leucine et de la valine, ou bien si l'apport azoté est réduit à la méthionine et à l'alanine. Par contre, l'histidine et l'isoleucine sont indispensables à la survie des pucerons lorsque le milieu renferme la méthionine, l'alanine, l'acide aspartique, l'asparagine, l'acide glutamique, la glutamine, le glycocolle, la proline et la sérine. Ces constatations ne permettent pas d'expliquer pourquoi, suivant la qualité de l'aliment azoté, l'histidine et l'isoleucine sont ou ne sont pas indispensables pour le puceron. Ceci fera l'objet d'études complémentaires.

Reçu pour publication en octobre 1973.

SUMMARY

BREEDING OF A BIOTYPE OF *MYZUS PERSICAE* SULZER ON SYNTHETIC MEDIUM.

II. — INFLUENCE OF THE QUALITY OF NITROGENOUS MATERIAL IN THE DIET ON THE BIOLOGY OF APHIDS

Experiments with synthetic diets lacking single or many amino acids have established, in our own experimental conditions and with one strain of *Myzus persicae* :

1. Methionine is an essential amino-acid.
2. Histidine and isoleucine are or are not essential amino-acids, according to the quality of nitrogenous material.
3. The wing production depends on the quantitative and qualitative composition of the nitrogen part of the diet.
4. The single deletion of isoleucine does not affect the uptake of the basal diet (20 amino-acids).
5. Some variations of the fecundity have been observed between the different generations. The reason of these variations are yet unknown.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUCLAIR J. L., 1963. Aphid feeding and nutrition. *Ann. Rev. Entomol.*, **8**, 439-490.
- AUCLAIR J. L., 1969. Nutrition of plant sucking insects on chemically defined diets. *Ent. Exp. Appl.*, **12**, 623-641.
- COHEN G., 1967. *Le métabolisme cellulaire et sa régulation*. Collection Méthodes Hermann, Paris.
- DADD R. H., 1967. Improvement of synthetic diet for the Aphid *Myzus persicae* using plant juices, nucleic acids, or trace metals. *J. Insect Physiol.*, **13**, 763-778.
- EHRHARDT P., 1968. Die Wirkung verschiedener Spurenelemente auf Wachstum, Reproduktion und Symbionten von *N. circumflexus* B (Aphidae Homoptera Insekta) bei künstlicher Ernährung. *Z. Verg. Physiol.*, **58**, 47-75.
- HARREWIJN P., NOORDINK J. Ph., 1971. Taste perception of *Myzus persicae* in relation to food uptake and developmental processes. *Ent. Exp. Appl.*, **14**, 413-420.
- MASSONIÉ G., 1971 a. L'élevage des Aphides sur milieu synthétique. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **3**, 103-123.
- MASSONIÉ G., 1971 b. Élevage d'un biotype de *Myzus persicae* Sulzer sur milieu synthétique. I. Influence quantitative de l'azote sur la fécondité. *Rev. Zool. Agr. et Path. vég.*, **4**, 83-88.
- MITTLER T. E., 1958 a. Studies on the feeding nutrition of *Tuberolachnus salignus* (GMELIN) (Homoptera, Aphididae). II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honeydew. *J. exper. Biol.*, **35**, 74-84.
- MITTLER T. E., 1958 b. Studies on the feeding nutrition of *Tuberolachnus salignus* (GMELIN) (Homoptera, Aphididae). III. The nitrogen economy. *J. exper. Biol.*, **35**, 626-638.
- MITTLER T. E., 1967 a. Effect of amino acid and sugar concentration on the food uptake of the aphid *Myzus persicae*. *Entomol. exper. appl.*, **10**, 39-51.
- MITTLER T. E., 1967 b. Effect on aphid feeding of dietary methionine. *Nature*, **214**, 386.
- MITTLER T. E., 1967 c. Gustation of dietary amino acids by the aphid *Myzus persicae*. *Entomol. exper. appl.*, **10**, 87-96.
- MITTLER T. E., 1970. Effects of dietary amino acids on the feeding rate of the aphid *Myzus persicae*. *Entomol. Exper. appl.*, **13**, 432-438.
- MITTLER T. E., 1971. Dietary amino acid requirements of the aphid *Myzus persicae* affected by antibiotic uptake. *J. Nutr.*, **101**, 1023-1028.
- MITTLER T. E., DADD R. H., 1966. Food and wing determination in *Myzus persicae* (Homoptera Aphididae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **59**, 1162-1166.
- MITTLER T. E., KLEINJAN J. E., 1970. Effect of diet composition on wing production by the aphid *Myzus persicae*. *J. Insect Physiol.*, **16**, 833-850.
- RETNAKARAN A., BECK S. D., 1967. Aspects of mineral nutrition of the Pea aphid *Acyrtosiphon pisum* HARRIS. *J. Nutr.*, **92**, 43-52.
- STRONG F. R., SAKAMOTO S. S., 1963. Some amino acids requirements of the green Peach aphid *Myzus persicae* determined with glucose ¹⁴C. *J. Insect Physiol.*, **9**, 875-879.
- SUTHERLAND O. R., MITTLER T. E., 1971. Influence of diet composition and crowding on wing production by the aphid *Myzus persicae*. *J. Insect Physiol.*, **17**, 321-328.
- VAN EMDEN H. F., BASHFORD M. A., 1971. The performance of *Brevicoryne brassicae* and *M. persicae*, in relation to plant age and leaf amino-acids. *Entomol. Exp. Appl.*, **14**, 349-360.

ESSAI DE MISE AU POINT
D'UN ÉLEVAGE PERMANENT
D'*ACROLEPIA ASSECTELLA* ZELLER
(*LEPIDOPTERA, HYPONOMEUTIDAE*)
SUR MILIEU ARTIFICIEL

R. PRALAVORIO, Y. ARAMBOURG et Gilberte GUENNELON*

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches I. N. R. A.,
06602 Antibes

* Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet

RÉSUMÉ

Un élevage sur milieu artificiel a été mis au point au laboratoire pour la Teigne du poireau, dans le but d'utiliser cet insecte comme hôte de substitution pour la production d'*Ageniaspis fuscicollis*, Hyménoptère parasite de la Teigne de l'olivier. Les larves d'*Acrolepia assectella* sont nourries sur un milieu relativement simple, constitué essentiellement de semoule de maïs, germe de blé et poudre de poireau. La fabrication du milieu est décrite ainsi que les techniques adoptées pour l'élevage des différents stades de la Teigne. Les résultats obtenus apparaissent relativement satisfaisants. Quatorze générations successives ont été produites, au rythme moyen d'une génération tous les 32 jours aux températures de 24 à 26°C, et avec un rendement de 40 à 50 p. 100. La fécondité moyenne par femelle est de l'ordre de 100 œufs.

Il semble possible de maintenir au laboratoire un élevage permanent d'*A. assectella* sur milieu artificiel, mais il est nécessaire de mettre au point des techniques de production plus massive.

INTRODUCTION

Ainsi que nous l'avons indiqué dans une précédente note (ARAMBOURG *et al.*, 1970) il est possible d'élever *Ageniaspis fuscicollis* DALM., parasite habituel de la Teigne de l'olivier (*Prays oleae* BERN.), sur un hôte de substitution, la Teigne du poireau (*Acrolepia assectella* ZELLER).

A. fuscicollis est un Hyménoptère parthénogénétique thélytoque et polyembryonnaire. Cette espèce très prolifique peut constituer un agent de lutte biologique

utilisable par lâchers massifs dans les oliveraies attaquées par *P. oleae*.

Afin de permettre une production de masse du parasite, il était nécessaire de mettre au point un élevage de l'hôte de substitution sur un milieu artificiel qui évite d'être tributaire d'une culture de poireau.

La présente note est consacrée aux techniques employées dans l'élevage d'*A. assectella*, ainsi qu'aux premiers résultats obtenus.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Élevage des adultes d'A. assectella et obtention des œufs

Les adultes sont groupés dans des cages en plexiglass transparentes de dimensions $20 \times 20 \times 20$ cm pouvant contenir 200 à 500 individus (fig. 1). Ils sont alimentés à l'aide de cotons imprégnés de miel d'une part, et d'abreuvoir à eau pure d'autre part.

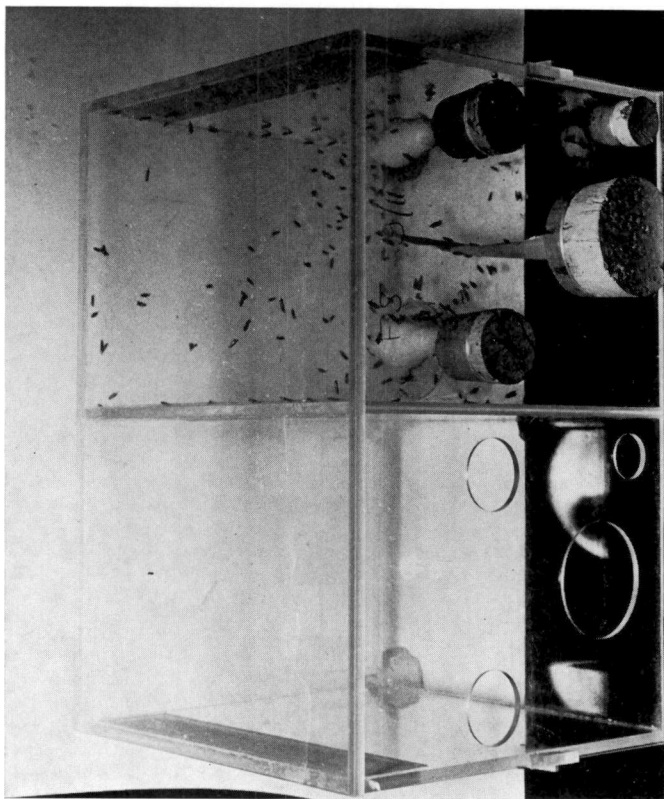


FIG. 1. — Cages d'élevage pour les adultes d'*Acrolepia assectella*
(Cliché INRA, Zoologie-Antibes)

Les cages sont maintenues à $24^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$ dans une pièce climatisée éclairée par la lumière naturelle ; en hiver, l'appoint de deux tubes fluorescents permet d'obtenir une durée de jour de 14 heures.

D'après les travaux de SIEGRIST (1945), puis de LABEYRIE (1966), la présence d'Alliacées serait indispensable pour déclencher l'émission des œufs chez *A. assectella*. Les pondoirs ici utilisés sont donc constitués d'une gaine de papier filtre finement perforée entourant une feuille

de poireau. Les œufs déposés restent adhérents au papier-filtre, ce qui permet de les installer facilement dans des boîtes de milieu, sans attendre la sortie des larves. Le papier filtre est préféré au papier cellophane, sur lequel la vapeur d'eau se condense au-dessus du milieu d'élevage larvaire provoquant ainsi une mortalité importante chez les œufs et les larves nouveau-nées.

Un assez grand nombre d'œufs étant déposés sur les parois de plexiglass, il semble préférable d'utiliser pour les recherches ultérieures des cages grillagées, présentant le minimum de surfaces lisses.

Vingt-quatre heures après la ponte, les pondoires portant les œufs sont désinfectés par un bref trempage dans une solution aqueuse à 2 p. 100 de Merseptyl ⁽¹⁾, puis rincés à l'eau distillée. Il est également possible d'utiliser une solution javellisée mais, dans ce cas, la plupart des œufs se décolent du papier-filtre et leur récupération se montre aléatoire.

Composition du milieu alimentaire des larves

La formule actuellement employée est relativement simple ; elle dérive de celle que PORROUT a mise au point pour l'élevage de plusieurs espèces de Noctuelles (1970). L'adjonction de poudre de poireau à ce milieu constitue la seule modification apportée.

Eau distillée	340	cm ³
Agar	10	g
Semoule de maïs	56	g
Germe de blé	14	g
Poudre de poireau	10	g
Levure de bière désamérisée	15	g
Acide ascorbique	2	g
Nipagine	0,4	g
Acide benzoïque	0,5	g

N. B. : La poudre de poireau est fournie par les Éts Sitpa, 84 - Le Pontet (Sté Industrielle de transformation des produits agricoles).

Le développement complet de l'insecte est possible en l'absence de poudre de poireau, mais cette substance paraît indispensable à l'obtention d'un bon rendement.

Fabrication du milieu

La suspension d'agar dans l'eau est portée à l'ébullition puis refroidie jusque vers 56°C. Les poudres sont alors incorporées et le tout est mélangé pendant deux minutes dans un mixeur Waring tournant à la vitesse de 15 000 tours/minute.

Le milieu est ensuite coulé sur une épaisseur d'environ 1 cm dans des boîtes en plastiques rondes mesurant 8,2 cm de diamètre et 2,7 cm de hauteur. Après sept à huit heures de séchage sous papier-filtre, les boîtes sont fermées avec des couvercles étanches et placées dans une pièce à 8°C où elles peuvent être conservées pendant deux à trois semaines avant utilisation.

Élevage des larves

Avant l'introduction des œufs, les milieux sont striés en surface à l'aide d'un scalpel aseptisé, pour faciliter l'installation des larves (fig. 2). Chaque boîte d'élevage reçoit une bande de papier filtre portant environ 150 œufs. Dès que les premières capsules céphaliques apparaissent à travers les chorions, le couvercle plein est alors remplacé par un couvercle aéré d'une petite fenêtre en nylon avec un vide de maille de 80 μ . Dans ces conditions, le renouvellement de l'air est assuré et le milieu ne se dessèche pas de façon importante. Les boîtes d'élevage sont placées à 25-26°C et 60-80 p. 100 d'HR dans une pièce éclairée 16 heures par jour au moyen de tubes fluorescents de façon à prévenir l'installation de la diapause imaginale (RAHN, 1970). Deux jours après l'éclosion des œufs, les bandes de papier filtre sont retirées afin d'éviter le développement de moisissures. Il est alors facile de compter les œufs non éclos.

Les larves se développent sans qu'il soit utile de s'occuper de l'élevage et elles se nymphosent sous le couvercle ou sur le bord de la boîte (fig. 3).

⁽¹⁾ Produit pharmaceutique comportant 1 p. 1 000 d'acide mercurothiolique et 1 p. 100 de mono-éthanolamine.

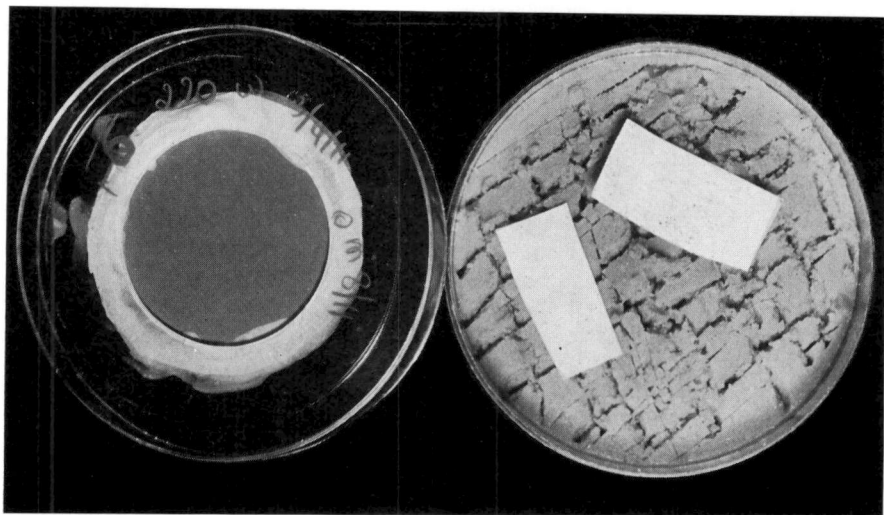


FIG. 2. — Boîte de milieu artificiel utilisée pour le développement des larves d'*A. assectella*

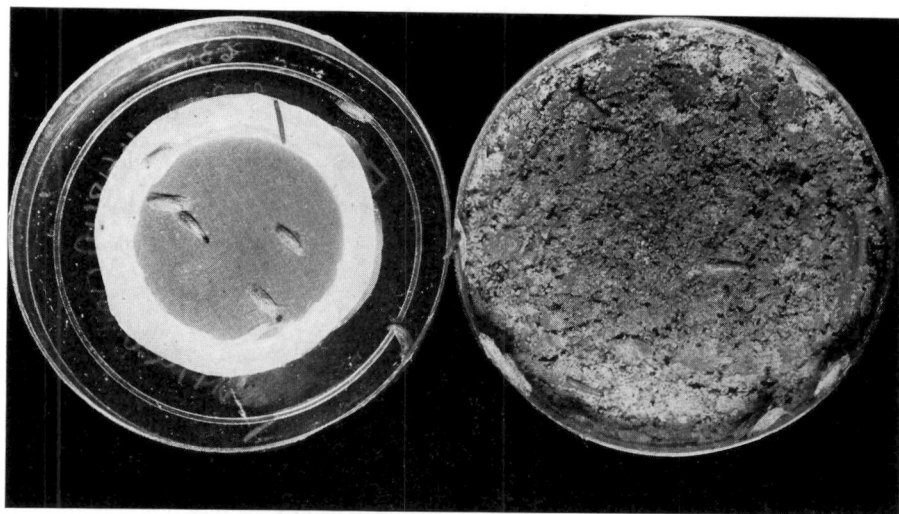


FIG. 3. — Chrysalides d'*A. assectella* formées dans une boîte de milieu artificiel

Afin d'obtenir une éclosion convenable des papillons, il est nécessaire de récolter les nymphes au moins une fois par semaine ; la forte humidité régnant à l'intérieur des boîtes de milieu peut, en effet, provoquer la mort des nymphes ou des anomalies dans le déploiement des ailes de papillons.

RÉSULTATS

Nous avons contrôlé régulièrement les critères de rendement de l'élevage, les durées d'évolution des stades et la reproduction des adultes au cours du développement de plusieurs générations successives sur milieu artificiel dans des essais effectués à partir de 7 000 à 8 000 œufs. La fécondité des papillons et la viabilité des œufs ont été en outre comparées à celles obtenues dans un élevage sur poireau, pendant trois générations.

Rendement de l'élevage

Les résultats numériques évalués pour les sept premières générations sont groupés dans le tableau I. Le pourcentage d'éclosion des œufs placés dans les boîtes de milieu est dans tous les cas supérieur à 70 p. 100, ce qui peut être considéré comme satisfaisant pour la bonne marche de l'élevage. On sait en effet que, chez d'autres Lépidoptères, la mortalité des œufs placés au voisinage du milieu est importante, sinon totale. Il faut alors installer les larves nouveau-nées sur le milieu, ce qui complique les manipulations de l'élevage.

TABLEAU I

*Rendement de l'élevage
de sept générations successives d'Acrolepia assectella sur milieu artificiel*

Générations	Pourcentage d'œufs éclos	Pourcentage de chrysalides par rapport aux œufs éclos	P. 100 d'adultes par rapport aux œufs installés
M 1	88,9	33,0	27,8
M 2	76,0	36,1	26,1
M 3	78,3	31,0	23,1
M 4	72,8	47,4	32,8
M 5	80,0	55,0	41,8
M 6	82,0	67,0	52,2
M 7	91,0	64,0	55,3

Si l'on examine le pourcentage des chrysalides obtenues par rapport aux œufs éclos, donc par rapport aux larves réellement mises en élevage, on observe des valeurs peu élevées pendant les trois premières générations, variant entre 31 et 36 p. 100, puis une augmentation jusqu'à plus de 60 p. 100 en sixième et septième génération. L'amélioration du rendement en nymphes peut être due à une sélection de lignées chez qui préexistait la tolérance à l'alimentation artificielle qui est offerte.

Les causes de la mortalité larvaire devront être examinées ; il est possible qu'un certain cannibalisme intervienne au cours du développement.

Lorsque les chrysalides sont retirées des boîtes d'élevage peu de jours après leur formation, la quasi-totalité donne naissance à des papillons. Le taux moyen d'éclosion de 95 p. 100 a été retenu pour calculer à chaque génération le rendement final, c'est-à-dire le pourcentage d'adultes obtenus par rapport aux œufs mis en élevage. Ce rendement dépasse 50 p. 100 en sixième et septième générations et ne s'est pas abaissé ultérieurement.

Durées de développement des stades successifs de l'insecte

A la température de $24 \pm 1^\circ\text{C}$, les œufs éclosent au bout de 4 jours en moyenne.

La courbe de la figure 4 illustre la répartition des durées d'évolution larvaire observées à $25-26^\circ\text{C}$, de l'éclosion des œufs à la nymphose, pour un total de 1 448 individus. Les durées s'échelonnent entre 11 et 23 jours et la grande majorité des chenilles se nymphosent entre les 14^e et 18^e jours.

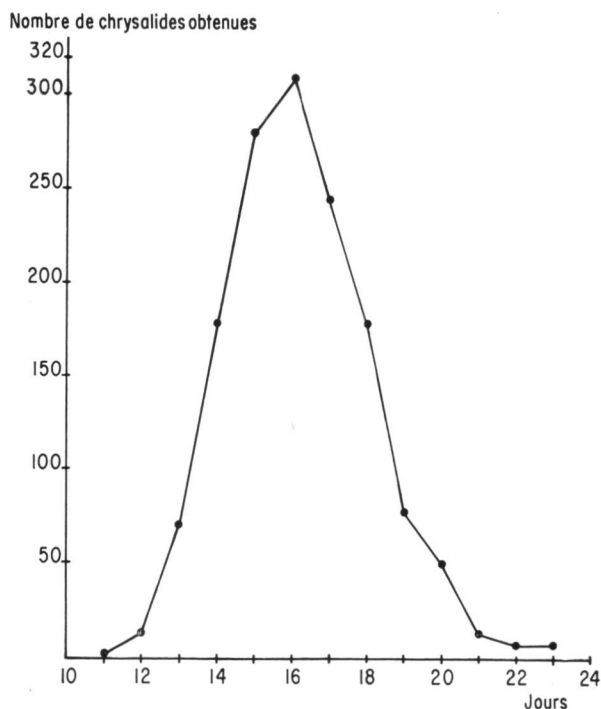


FIG. 4. — Répartition de 1 448 chenilles d'*A. assectella* élevées sur milieu artificiel, en fonction de la durée d'évolution larvaire

Le développement nymphal s'effectue en 9 jours en moyenne à $24^\circ \pm 1^\circ\text{C}$.

Il est à remarquer que les durées d'évolution obtenues sont proches de celles que LABEYRIE (1966) a relevées dans l'élevage de *A. assectella* sur poireau ; l'alimentation artificielle des larves paraît donc satisfaisante à cet égard.

Sex-ratio et reproduction des adultes

Le sex-ratio a été évalué pour plusieurs centaines de papillons appartenant à trois générations successives. Il s'élève à 0,82 s'il s'exprime par le rapport du nombre de mâles au nombre de femelles obtenues.

Afin de déterminer si l'élevage sur milieu artificiel modifie le pouvoir reproducteur des adultes, nous avons contrôlé la fécondité de lots de cinq couples de papillons, constitués au hasard, et la viabilité des œufs déposés. Le travail a été réalisé pour six générations successives alimentées sur milieu et pour trois générations développées sur poireau, dans deux élevages conduits simultanément et à partir d'une même souche originelle.

L'essai a été effectué à la thermopériode 18 h-25°6 h-18°C et à la photopériode de 11 h, le temps passé à 18° étant inclus dans la scotophase. Les papillons ont été placés dans des boîtes en plastique cylindriques de 10 cm de diamètre (fig. 5)

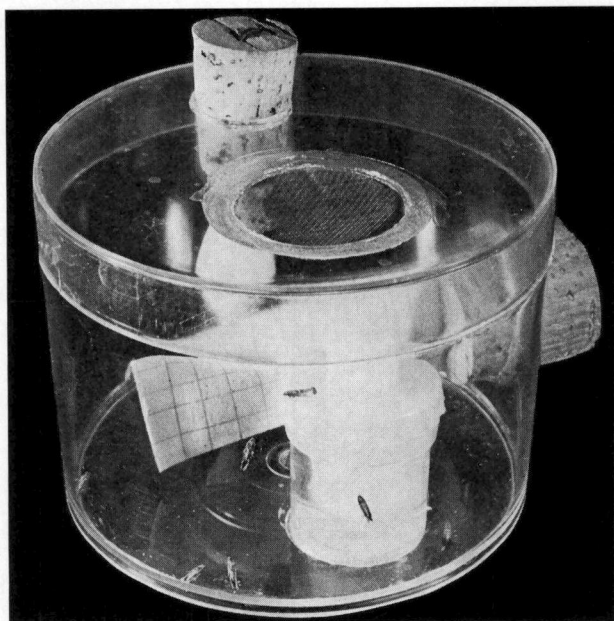


FIG. 5. — Cage d'élevage utilisée pour contrôler la fécondité par lot de cinq couples de papillons
(Cliché INRA, Zoologie-Antibes)

et alimentés de miel et d'eau. Analogues à ceux des cages décrites précédemment mais plus petits, les pondoirs ont été prélevés tous les deux jours, pour effectuer les comptages. Nous n'avons pas tenu compte des quelques œufs déposés ailleurs que sur les pondoirs. La fécondité a été contrôlée pendant les 18 premiers jours. Le maximum de ponte se situe en effet entre les 3^e et 10^e jours et quelques œufs seulement sont pondus après 18 jours. Le tableau 2 indique les nombres d'œufs déposés par cinq lots de cinq couples à chaque génération produite.

Bien que chaque répétition soit constituée de cinq couples, on observe une grande variabilité dans les résultats, ce qui enlève toute sensibilité dans les conclusions

TABLEAU 2

*Fécondité des papillons d'A. assectella
pour six générations élevées sur milieu et trois sur poireau*

Milieu				Poireau			
Génération	Nombre d'œufs déposés ⁽¹⁾			Génération	Nombre d'œufs déposés ⁽¹⁾		
	Min.	Max.	Moy. des 5 répétitions		Min.	Max.	Moy. des 5 répétitions
M 1	261	1 047	644	P 1	438	1 082	738
M 2	355	749	525	P 2	486	855	666
M 3	464	997	825	P 3	434	1 780	1 204
M 4	752	1 410	1 102				
M 5	410	966	671				
M 6	306	1 003	760				

⁽¹⁾ Analyse statistique effectuée sur données brutes ; aucune différence significative entre les moyennes au seuil $P = 0,05$. Coefficients de variation = 36,93 p. 100 (milieu) et 35,91 p. 100 (poireau).

des tests statistiques. Aucune différence significative n'apparaît entre les générations pour chaque nourriture, si on analyse les résultats globalement. Dans le cas du milieu artificiel, si on élimine la génération affectée par la plus forte variabilité, c'est-à-dire M 1, on obtient à l'analyse deux groupes significativement différents au seuil $P = 0,05$: M 3, M 4 ont une meilleure fécondité que M 2, M 5, M 6. Par ailleurs, l'analyse factorielle (nourriture et générations) effectuée sur les générations M 2 et M 3, et P 2 et P 3, les générations 2 et 3 étant significativement différentes, ne fait ressortir aucune différence significative entre les deux alimentations au seuil $P = 0,05$. Dans ces conditions, il convient d'interpréter les résultats avec la plus grande prudence. Les essais devraient être repris sur des lots de couples plus nombreux.

En dépit de la variabilité observée, les résultats apparaissent satisfaisants et encourageants pour la mise au point d'un élevage permanent sur milieu artificiel. Tous les groupes de papillons mis en expérience ont donné des œufs et la fécondité moyenne par femelle est dans tous les lots supérieure à 100 œufs. Les valeurs obtenues sont du même ordre que celles évaluées par LABEYRIE (1966) chez des Teignes développées sur poireau. En outre, depuis les essais ici mentionnés, l'élevage sur milieu s'est poursuivi sans difficultés ; après 14 générations consécutives, la fécondité ne semble pas diminuée.

Dans le tableau 3 figurent les pourcentages d'éclosion des œufs pondus dans les essais concernant la fécondité. Les résultats ont fait l'objet d'une analyse statistique (variance, test F, comparaison de Duncan), après transformations appropriées des données et vérification des hypothèses de base. L'analyse a montré qu'il n'y a pas de différence significative entre les répétitions pour les deux nourritures. Dans les deux cas, on observe une différence significative des pourcentages d'éclosion

entre les trois premières générations. Dans le cas du milieu artificiel, les pourcentages d'éclosion remontent pour les générations suivantes, qui ne sont pas significativement différentes de la première.

Afin de comparer les pourcentages d'éclosion obtenus avec l'une et l'autre des alimentations, nous avons effectué une analyse factorielle (tabl. 4).

TABLEAU 3

*Pourcentage d'éclosion des œufs pondus
par six générations élevées
sur milieu artificiel et trois générations développées sur poireau*

Génération	Milieu			Classement (¹)	Poireau			Classement (¹)
	Moyenne de 5 répétitions				Moyenne de 5 répétitions			
	Nbre œufs pondus	Nbre œufs éclos	P. 100 éclosion		Nbre œufs pondus	Nbre œufs éclos	P. 100 éclosion	
1	644	577	89,6	<i>a</i>	739	682	92,3	<i>a</i>
2	525	421	80,3	<i>a b</i>	667	574	86,0	<i>b</i>
3	825	574	69,5	<i>b</i>	1 204	863	71,7	<i>c</i>
4	1 103	934	84,7	<i>a</i>				
5	671	598	89,2	<i>a</i>				
6	761	669	88,0	<i>a</i>				

(¹) Les pourcentages moyens suivis de la même lettre ne diffèrent pas significativement entre eux au seuil $P = 0,01$ (« méthode des ranges » de Duncan). Analyse statistique sur les pourcentages transformés en arc sinus. Coefficients de variation : 7,41 p. 100 (milieu) et 3,79 p. 100 (poireau).

TABLEAU 4

*Comparaison entre les pourcentages d'éclosion des œufs obtenus
au cours de trois générations élevées sur milieu et sur poireau*

Génération	Pourcentage moyen d'éclosion		P. 100 moy. d'éclosion par génération	Classement génération (¹)
	Milieu	Poireau		
1	89,6	92,3	91,0	<i>a</i>
2	80,3	86,0	83,2	<i>b</i>
3	69,5	71,7	70,6	<i>c</i>
Pourcentage moyen d'éclosion par alimentation (¹)	79,8 A	83,3 A		

(¹) Les pourcentages moyens suivis de la même lettre ne diffèrent pas significativement entre eux au seuil $P = 0,01$ (« méthode de Range » de Duncan). Analyse factorielle sur les pourcentages transformés en arcs sinus ; interaction milieu $\times$ génération non significative. Coefficient de variation 6,23 p. 100.

Elle a montré que les deux nourritures ne sont pas à cet égard significativement différentes ; par contre, la viabilité des œufs baisse de la même manière (interaction non significative dans les deux cas) de la première à la troisième génération, qui sont significativement différentes. L'origine de la diminution observée ne peut être précisée.

En définitive, les pourcentages d'éclosion obtenus au cours des trois dernières générations du présent essai apparaissent relativement favorables à une production permanente et importante de la Teigne du poireau, tout comme les pourcentages relevés à l'intérieur des boîtes de milieu (tabl. 1). On sait que les valeurs obtenues dans les élevages sur milieu artificiel de *Laspeyresia pomonella* (SENDER, 1969) et de *Lobesia botrana* (GUENNELON *et al.*, 1970) n'ont pas dépassé 73 p. 100 et 71 p. 100 respectivement.

Coefficient de multiplication de l'élevage

Dans toute production permanente d'insectes, il est intéressant de connaître le coefficient de multiplication de l'élevage d'une génération à la suivante. Lorsqu'une quantité déterminée d'insectes doit être produite à une date définie pour les besoins de l'expérimentation ou de la lutte biologique, il faut en effet pouvoir planifier l'élevage pendant un certain nombre de générations précédant la livraison des insectes. Si l'on admet 1 pour sex-ratio, le coefficient de multiplication peut être ici calculé selon la formule $C = F \times R$, dans laquelle F est la fécondité moyenne par femelle et R le rendement final en adulte par rapport aux œufs mis en élevage (tabl. 1). Pour les six premières générations d'*A. assectella* élevées sur le présent milieu, les valeurs de C atteignent respectivement 18, 14, 19, 36, 28 et 40.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Un élevage sur milieu artificiel a été mis au point au laboratoire pour la Teigne du poireau, qui pourrait servir d'hôte dans une production massive d'*Agoniaspis fusci-collis*, Hyménoptère parasitant habituellement la Teigne de l'olivier.

La composition du milieu utilisé est relativement simple ; il s'agit d'une formule à la semoule de maïs et au germe de blé (PORROUT, 1970) à laquelle est ajoutée de la poudre de poireau. La fabrication du milieu est décrite. Des conditions d'élevage satisfaisantes ont été déterminées pour les différents stades de l'insecte. Les papillons sont groupés dans des cages contenant des pondoires faits d'une gaine de papier filtre entourant une feuille de poireau. Les œufs peuvent être ainsi placés à l'intérieur des boîtes de milieu et il n'y a pas à s'occuper de l'élevage des larves avant la formation des nymphes.

Quatorze générations successives ont été produites et l'élevage se poursuit. Au cours du développement des premières générations, des contrôles systématiques ont porté sur le rendement de l'élevage, les durées de développement la fécondité des femelles et la viabilité des œufs. Malgré une variabilité souvent importante des résultats obtenus, ne permettant pas toujours de mettre en évidence des différences statistiquement interprétables, un certain nombre de conclusions peuvent être dégagées :

— Le pourcentage d'éclosion des œufs placés à l'intérieur des boîtes de milieu est normalement supérieur à 70 p. 100 et peut atteindre des valeurs beaucoup plus élevées. Dans les conditions offertes aux larves, au moins 60 p. 100 d'entre elles peuvent se développer jusqu'à la nymphose et la quasi-totalité des chrysalides donne naissance à des papillons. Le rendement final en adultes par rapport aux œufs installés semble se maintenir aux environs de 40 à 50 p. 100.

Aux températures de 24 à 26°C utilisées dans la présente étude, la durée moyenne d'une génération peut être fixée à environ 32 jours, qui comportent 4 jours d'incubation, 16 jours de développement larvaire, 9 jours d'évolution nymphale et 3 jours de préoviposition. Les valeurs extrêmes sont de 26 et 39 jours.

Les papillons produits sont normaux d'aspect. Ils pondent au moins 100 œufs en moyenne par femelle. La fécondité des adultes et la viabilité des œufs pondus ne sont pas significativement différentes de celles obtenues dans un élevage sur poireau.

Après la production de 14 générations successives au laboratoire, il semble possible de maintenir un élevage permanent de la Teigne du poireau sur milieu artificiel, avec une multiplication relativement satisfaisante d'une génération à la suivante. Le prix de l'unité de milieu revient à 2,50 francs environ, si l'on ne tient compte que des constituants. Pour un rendement final de 40 p. 100, le coût de l'aliment nécessaire à l'obtention d'un papillon s'élève à 4 centimes.

Les recherches ultérieures doivent s'orienter vers la mise au point d'une production plus massive. Celle-ci doit être facilitée par le fait que le développement larvaire est assez rapide pour qu'il ne soit pas nécessaire de renouveler le milieu en cours d'élevage. Cependant, il faut préciser les causes de la mortalité des œufs et des larves, afin de pouvoir augmenter le rendement. Par ailleurs, les techniques de récupération des œufs et des nymphes doivent être améliorées.

Reçu pour publication en octobre 1973.

SUMMARY

TENTATIVE TO PERFECT A PERMANENT REARING OF *ACROLEPIA ASSECTELLA* L. ON AN ARTIFICIAL DIET

A method of rearing the leek moth on an artificial diet has been perfected in the laboratory with the aim of utilising this insect as an alternative host for the production of *Ageniaspis fuscicollis*, a hymenopterous parasite of the olive moth.

The larvae are fed on a relatively simple diet, based on maize meal and wheat germ (Pourtout, 1970) with an addition of powdered leek. The manufacture of the diet and also the techniques adopted for rearing the different stages of the moth are described. The insects lay their eggs on strips of filter paper placed in the cage for this purpose which are subsequently collected and transposed into boxes containing the nutritive medium. This permits transport of the insects on the medium without waiting for the larvae to emerge. The larvae are reared in groups and pupate in the boxes of medium.

Fourteen successive generations have been produced and the culture continues. The production parameters of the culture, lengths of time required for development, fertility of the females and viability of the eggs were checked for the first generations. The results obtained appeared relatively satisfactory. The percentage of eggs hatching is normally greater than 70 p. 100; at least 60 p. 100 of the larvae reaches the stage of pupation. The final yield of adults seems to remain

stable at about 40-50 p. 100. The moths are normal in appearance and lay at least 100 eggs per pair. The fertility of the adults and the viability of the eggs are not significantly different from those obtained in a culture reared on leek. The production proceeds are an average rhythm of one generation every 32 days at temperatures of 24-26°C.

It seems possible to maintain a permanent culture of the leek moth on an artificial medium, with a relatively satisfactory multiplication from one generation to the next. In the conditions described the price of the food necessary to produce one moth amounts to 4 french centimes.

Research must now be oriented toward the perfection of a large scale production process. First of all the causes of mortality of the eggs and larvae must be determined in order to increase the yield of the culture. The techniques of recuperating the eggs and pupae must also be improved.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARAMBOURG Y., PRALAVORIO R., CHABOT B., 1970. Possibilités d'élevage d'*Ageniaspis fuscicollis* *praysincola* SILV. parasite de *Prays oleae* BERN. (Lep. *Hyponomeutidae*) sur un hôte de remplacement. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **2**, 4, 657-658.
- GUENNELON G., SENDER C., d'ACIER F., AUDEMARD H., 1970. Mise au point d'un milieu artificiel pour l'élevage au laboratoire des larves de l'*Eudemis* de la vigne, *Lobesia botrana* DEN. et SCHIFF. (Lepidoptera, Tortricidae). *Ann. Zool. Écol. anim.*, **2**, 1, 51-77.
- LABEYRIE V., 1966. La Teigne du poireau. I. *Traité d'entomologie appliquée à l'agriculture*, BALACHOWSKY A. S., Tome II, 233-249.
- POITOUT S., BUES R., 1970. Élevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* sur milieu artificiel riche et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **2**, 1, 79-91.
- RAHN R., 1970. Rôle de la photopériode sur l'activité de reproduction de la dernière génération d'*Acrolepia assectella* ZELLER (Lépidoptère-*Plutellidae*) dans l'ouest de la France. *C. R. Soc. Biol.*, **164**, 2, 2630-2636.
- SENDER C., 1969. Élevage permanent du Carposapse des pommes *Carpocapsa* (*Lasperesia*) *pomonella* L. sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **1**, 3, 321-326.
- SIEGRIST H., 1945. Untersuchungen über die Lauchmotte (*Acrolepia assectella* ZELL.) und ihre Bekämpfung. *Promot. E. T. H. Zurich*, 164 p.

LES EFFETS DES IRRADIATIONS X
SUR LE POTENTIEL REPRODUCTEUR
DE LA BRUCHE DU HARICOT,
ACANTHOSCELIDES OBTECTUS SAY
(COLEOPTERA : BRUCHIDAE)

J.-C. BIEMONT

Laboratoire d'Écologie expérimentale,
Université François-Rabelais
Avenue Monge, Parc Grand'Mont,
37200 Tours

RÉSUMÉ

Chez la Bruche du haricot, *Acanthoscelides obtectus*, les effets des radiations ionisantes sont étudiés à deux niveaux, sur les ovocytes mûrs maintenus en rétention dans les oviductes latéraux et sur les jeunes ovocytes en cours d'accroissement. Les ovocytes en rétention sont particulièrement sensibles aux rayonnements. D'autre part, l'étude ultrastructurale des ovarioles des femelles traitées montre que les altérations de la membrane des ovocytes doivent être responsables des perturbations de la vitellogénèse.

INTRODUCTION

Chez *Acanthoscelides obtectus*, les ovarioles des femelles adultes âgées de 2 ou 4 jours contiennent des ovocytes en cours de vitellogénèse, et des ovocytes mûrs chorionnés qui s'accumulent dans les oviductes latéraux (HUIGNARD, 1973), quand les femelles sont privées des facteurs stimulant la ponte : copulation et présence de grains de haricot.

L'irradiation de ces femelles atteint à la fois des ovocytes jeunes en cours de vitellogénèse et les ovocytes mûrs maintenus en rétention à la base des ovarioles et dans les oviductes latéraux.

On peut se demander si tous ces ovocytes qui sont à des stades différents de leur

développement présentent la même sensibilité vis-à-vis des rayonnements. Deux approches doivent nous permettre d'étudier cette sensibilité des ovocytes :

- la détermination de la fertilité des œufs émis par des femelles traitées à des âges différents et accouplées avec des mâles normaux ;
- l'étude ultrastructurale des ovarioles afin de rechercher les répercussions de ce traitement au niveau cellulaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les femelles proviennent de la lignée 1 sélectionnée par LABEYRIE (1968). Les insectes sont élevés dans une étuve maintenue à 27°C et à 75-80 p. 100 d'humidité.

Technique d'irradiation

L'irradiation est réalisée, au moyen d'un appareil « Stabilipan », sous une tension de 180 kv et une intensité de chauffage du filament de 20 mA avec un filtre d'aluminium de 2 mm d'épaisseur et à 44 cm de la source. Dans ces conditions, le débit est de 200 R/mn (Roentgen par minute).

Dans le cas de l'étude de la sensibilité des ovocytes maintenus en rétention dans les oviductes, le traitement des femelles est effectué à la naissance, à 2 jours ou à 4 jours ; l'accouplement et l'introduction du stimulus de ponte (graines de haricot) ont lieu le 4^e jour, mais de toute façon, toujours après l'irradiation.

En ce qui concerne l'étude ultrastructurale des ovarioles, les femelles sont irradiées à 9 000 R à la naissance et à deux jours.

Techniques histologiques

Les ovarioles sont prélevés 5 jours après le traitement, incluses dans la gélose et fixées dans un mélange constitué de glutaraldéhyde à 2,5 p. 100 dans du tampon cacodylate de sodium 0,1 M ; pH 7,4 ; à 2°C. Les pièces sont alors postfixées dans le tétroxyde d'osmium à 1 p. 100 dans le tampon. L'inclusion est effectuée dans l'épon ; les coupes ultra-fines sont contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb et observées au microscope électronique « Philips EM 300 ». Des ovarioles témoins, non irradiés, sont soumis au même traitement.

ÉVOLUTION DE LA FONCTION OVARIENNE CHEZ DES FEMELLES ISOLÉES APRÈS UNE COPULATION

Description des ovarioles chez Acanthoscelides obtectus

Chez la bruche du haricot, chaque ovaire est formé par six ovarioles du type télotrophique. A la naissance, on observe dans l'ovariole, un filament terminal, un germarium contenant un syncytium nourricier (BUNING, 1972), des cellules interstitielles et de jeunes ovocytes en cours de vitellogenèse, localisés dans la région basale. Comme dans tout ovariole du type télotrophique, les jeunes ovocytes en croissance sont reliés au syncytium par des cordons nourriciers qui descendent progressivement dans le tube ovarien au fur et à mesure de la vitellogenèse.

Évolution de la rétention des ovocytes en fonction de l'âge de la femelle

Lorsque les femelles vierges sont privées de stimulus de ponte, les ovocytes mûrs, chorionnés produits, s'accumulent progressivement dans les oviductes latéraux.

Le tableau 1 montre que les ovocytes chorionnés maintenus en rétention dans les oviductes ou dans les gaines ovariennes de femelles vierges, de 4 jours, privées de haricot, sont émis dans les 24 heures qui suivent la copulation et l'introduction des haricots. Chez ces femelles, il n'y a pas de différence significative entre ce nombre d'ovocytes et la ponte des 24 heures suivant la copulation ($\epsilon = 1,45$, au seuil 5 p. 100). HUIGNARD (1973) a montré que ces ovocytes maintenus en rétention ne subissaient aucune transformation apparente et gardaient leurs potentialités de développement.

TABLEAU 1

Comparaison entre le nombre d'ovocytes maintenus en rétention dans les oviductes et l'effectif d'œufs émis, par des femelles de 4 jours, pendant les 24 premières heures de ponte

Age des femelles (j)	Nbre moyen d'ovocytes en rétention dans les oviductes			Nbre moyen d'œufs émis pendant les 24 premières heures de ponte par les femelles		
	0	2	4	témoins	irradiées au	
					2 ^e jour	4 ^e jour
Nombre d'ovocytes	0	12,7 $\pm$ 0,80	23,36 $\pm$ 1,49	24,69 $\pm$ 2,62	23,96 $\pm$ 2,44	21,39 $\pm$ 2,15

ACTION DES IRRADIATIONS SUR LES OVARIOLES DE FEMELLES TRAITÉES A LA NAISSANCE

Ultrastructure des ovarioles

L'irradiation provoque de nombreuses altérations au niveau des trophocytes, des cellules folliculaires et des ovocytes. Toutes les structures cellulaires cependant n'ont pas la même sensibilité aux rayonnements, mais les mitochondries subissent des altérations analogues dans toutes les cellules de l'ovariole.

Action sur les mitochondries.

Après irradiation, les crêtes des mitochondries sont altérées, leur nombre devient très réduit, elles peuvent même disparaître plus ou moins totalement. Les crêtes, peu distinctes chez les témoins (Pl. I, fig. 1) deviennent très apparente après l'irradiation (Pl. I, fig. 2). La matrice se clarifie et devient transparente aux électrons.

Les modifications de la structure des mitochondries semblent être un phénomène général consécutif à l'irradiation puisque différents auteurs l'ont observé sur des tissus très divers : muscles d'insectes (NAIR et BHAKTAN, 1969), cellules duodénales de souris (HUGON *et al.*, 1963), cellules végétales (COULON et FABRIES, 1972).

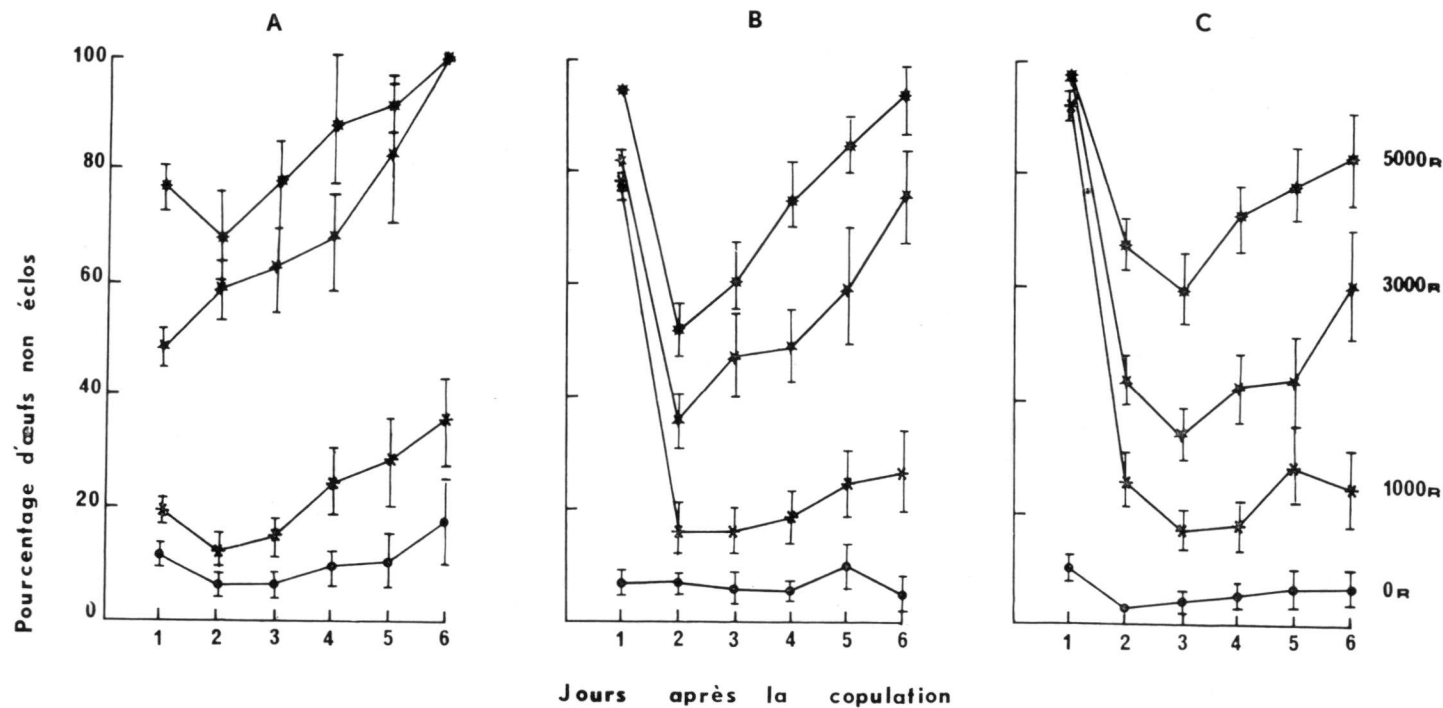


FIG. 1. — Évolution du pourcentage d'œufs non éclos pondus par des femelles irradiées à la naissance (A) à 2 jours (B) et à 4 jours (C)

Action sur les nucléoles des trophocytes.

Les nucléoles des trophocytes des femelles témoins, non irradiées, sont volumineux et plurilobés (Pl. I, fig. 3). Ils ont une structure en chaîne (BUNING, 1972). Ce développement important du nucléole est le reflet d'une haute activité de synthèse.

Après l'irradiation, le nucléole perd sa structure typique et présente des éléments moins nettement groupés et plus dispersés dans le noyau (Pl. I ; fig. 4).

Altération de la membrane de l'ovocyte en cours de croissance.

L'irradiation modifie les relations entre la membrane cytoplasmique des cellules folliculaires et celle de l'ovocyte. Chez les femelles non irradiées, la membrane de l'ovocyte forme de nombreuses microvillosités et se caractérise par une grande activité de pinocytose (Pl. I ; fig. 5-6). Des « coated vesicles » très nombreuses sont formées. Ce phénomène, qui semble assez général, a été décrit chez *Galleria mellonella* (PRZEŁĘCKA et DUTKOWSKI, 1972) et chez quelques autres insectes (ANDERSON, 1964 ; ROTH et PORTER, 1964). Après l'irradiation, un matériel dense aux électrons, qui n'existe pas chez les insectes témoins (Pl. I ; fig. 7), apparaît entre les cellules folliculaires et l'ovocyte. D'autre part, les irradiations provoquent des perturbations de la surface de l'ovocyte ; la pinocytose disparaît ainsi qu'une partie des microvillosités de la surface de la membrane ovocytaire.

L'ensemble de ces résultats et en particulier ceux concernant les altérations qui surviennent au niveau de la membrane de l'ovocyte, permettent d'expliquer les importantes diminutions de la fécondité des femelles irradiées (BIÉMONT, 1973) puisque les processus qui permettent l'incorporation des protéines vitellines sont perturbés.

Évolution du pourcentage de stérilité des femelles

L'augmentation de la stérilité des femelles irradiées à la naissance est d'autant plus importante que la dose est élevée (fig. 1 A). La réponse à l'irradiation est assez homogène, il n'y a pas de différence significative entre la stérilité des œufs émis le premier jour qui suit la copulation et celle du deuxième jour.

On peut cependant noter une légère augmentation de la stérilité vers la fin de la période de ponte, mais le nombre d'œufs pondus à ce moment diminue ce qui explique l'augmentation de la valeur de l'intervalle de confiance de ces pourcentages.

ACTION DES IRRADIATIONS SUR DES FEMELLES
AGÉES DE 2 OU 4 JOURS

Ultrastructure des ovarioles

Les ovarioles des femelles âgées de 2 et 4 jours présentent les mêmes altérations que celles observées chez les femelles traitées dès la naissance.

Mise en évidence d'un pic de stérilité

Si les femelles sont irradiées à l'âge de 2 jours, ou de 4 jours, c'est-à-dire à un moment où l'effectif d'ovocytes en rétention atteint respectivement 12 ou 24 ovocytes environ (tabl. 2), le pourcentage de stérilité calculé sur la ponte des premières 24 heures est particulièrement élevé, tandis que le pourcentage déterminé sur la ponte du 2^e jour est plus faible (fig. 1, B et C).

Ainsi, lorsqu'une femelle de deux jours est soumise à une irradiation de 1 000 R, le taux de stérilité des œufs pondus le premier jour qui suit l'accouplement est de 78,73 p. 100, tandis qu'il n'est plus que de 17,86 p. 100 le deuxième jour (tabl. 2). Lorsque l'irradiation de 1 000 R est effectuée sur des femelles quatre jours après la mue imaginale, ces deux taux de stérilité sont respectivement de 94,61 p. 100 et 25,31 p. 100 (tabl. 2).

TABLEAU 2

Évolution du pourcentage d'œufs non éclos des premier et deuxième jour de ponte en fonction du moment de l'irradiation de la femelle, à 0 jour (dès la naissance), à 2 jours ou à 4 jours

Jour de la ponte	Age de la femelle (jours)	0	2	4
Jour 1	Effectif d'œufs pondus	842	757	446
	Effectif d'œufs non éclos	165	596	422
	Pourcentage d'œufs non éclos . . .	19,59 ± 2,68	78,76 ± 2,92	94,61 ± 2,09
Jour 2	Effectif d'œufs pondus	479	375	399
	Effectif d'œufs non éclos	61	67	101
	Pourcentage d'œufs non éclos . . .	12,73 ± 2,98	17,86 ± 3,88	25,31 ± 4,27
Nombre de femelles étudiées		35	35	30

Les résultats sont nettement différents lorsque le traitement a été appliqué dès la naissance. Dans ce cas, en effet, les stérilités sont de 19,59 p. 100 le premier jour et de 12,73 p. 100 le deuxième jour. Un phénomène analogue quoique plus atténué se retrouve pour les doses de 3 000 R et 5 000 R, mais ces doses étant plus fortes, les effets sont plus importants et les différences entre le premier jour de ponte et le deuxième s'avèrent donc moins élevées.

En résumé, lorsqu'il n'y a pas d'ovocytes maintenus en rétention dans les oviductes (cas des femelles à la naissance), on n'observe pas de différence entre la stérilité du premier jour de ponte et celle du deuxième jour.

Par contre, lorsque des ovocytes sont en rétention dans les oviductes au moment du traitement, on observe un taux de stérilité élevé le premier jour de ponte, c'est ce qui se passe lorsque l'irradiation a été réalisée sur des femelles âgées de 2 jours ou de 4 jours.

Il apparaît donc que les ovocytes mûrs maintenus en rétention dans les oviductes sont plus sensibles aux irradiations que les ovocytes en cours d'accroissement et qui ne sont pas encore chorionnés.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Radiosensibilité différentielle des ovocytes

Puisque les ovocytes maintenus en rétention dans les oviductes au moment du traitement sont particulièrement sensibles, on pourrait supposer que cette sensibilité est liée au stade de la méiose auquel ils sont bloqués. Cependant, la multiplication des gonies est terminée au moment de la pupaison, et les ovocytes de premier ordre sont parvenus, selon MULNARD (1954) à un stade de repos correspondant au diplotène. Les ovocytes en cours de vitellogenèse comme les ovocytes mûrs maintenus en rétention, sont donc au même stade nucléaire, cependant leur sensibilité vis-à-vis des radiations ionisantes est différente. L'hypothèse d'une radiosensibilité différentielle en fonction des stades de la gamétogenèse, évoquée chez les insectes et les mammifères (MANDL, 1964 ; BAKER, 1971 ; MURAKAMI, 1971) ne semble pas pouvoir être retenue ici. Mais ceci n'exclut pas que ces ovocytes présentent des différences telles qu'elles ne puissent être décelées, dans l'état actuel des connaissances, par les critères fournis par les cytologistes. Ces ovocytes qui sont les premiers formés, ont vieilli et probablement évolué au cours de leur séjour dans les oviductes.

On sait par ailleurs, que les irradiations peuvent modifier la structure des grosses molécules (BACQ et ALEXANDER, 1961), une action directe sur le vitellus d'ovocytes mûrs ou en cours de vitellogenèse est donc possible. Les ovocytes en rétention dans les oviductes de femelles traitées à 2 jours ou à 4 jours ont terminé leur vitellogenèse et leur chorion est formé. Ces ovocytes sont alors indépendants des cellules nourricières (WHITING, 1940) et l'on peut penser que ces dernières joueraient un rôle de protection ou de restauration sur les ovocytes auxquels elles sont encore reliées.

Enfin, l'élimination de l'hypothèse d'une action directe des rayons X sur le noyau des ovocytes ne permet pas de rejeter la possibilité d'une sensibilité variable de celui-ci en fonction de modifications de son environnement cytoplasmique. Nous ne pouvons cependant pas encore préciser la part prise par chacun des mécanismes évoqués dans les effets observés.

Quoi qu'il en soit, ces résultats soulignent la nécessité de réaliser une *analyse chronologique* de la stérilité induite par une irradiation et de ne pas se limiter à l'examen global d'une moyenne calculée sur la ponte de plusieurs jours.

Altérations ultrastructurales

Lorsque l'ensemble des ovocytes maintenus en rétention dans les oviductes a été pondu, les jeunes ovocytes poursuivent leur vitellogenèse. Cependant, après l'irradiation, celle-ci est perturbée, ce qui se traduit au niveau structural par diverses altérations.

Les modifications de la structure des mitochondries sont un phénomène général induit par l'irradiation, et il est intéressant de remarquer que les altérations analogues ont pu être observées après anoxie (COULOMB et COULOMB, 1972) ou intoxication par un herbicide (FERGUSON *et al.*, 1969) ou par un insecticide comme le parathion. Il semble que tous ces traitements altèrent le métabolisme respiratoire de la cellule.

L'étude en microscopie électronique, montre que les irradiations X perturbent les relations entre cellules folliculaires et ovocytes, puisque les microvillosités tendent à disparaître et que la pinocytose caractéristique de la membrane des ovocytes des femelles normales, cesse. Dans ces conditions, il n'y aurait plus captation de substances par l'ovocyte comme on peut l'observer chez des insectes normaux (DE LOOF et LAGASSE, 1970).

La question se pose de savoir si le rayonnement agit directement sur la membrane de l'ovocyte, ou bien si la perte de l'activité pinocytosique est la conséquence d'une action à un autre niveau. Ainsi, PRZELECKA et DUTKOWSKI (1972) ont montré chez *Galleria mellonella* que la suppression du flux hormonal, par ablation du cerveau, des corpora allata, des corpora cardiaca et des glandes prothoraciques provoque l'arrêt du phénomène de pinocytose chez cet insecte.

Ces résultats conduisent à émettre plusieurs hypothèses. L'action du rayonnement sur l'activité pinocytosique et sur les microvillosités de la membrane ovocytaire pourrait être :

— soit une action directe qui conduirait à la disparition de la structure typique de l'ovocyte en développement ;

— soit une action indirecte par l'intervention d'un mécanisme hormonal. Dans ces conditions, on pourrait penser que l'arrêt ou la modification du fonctionnement des cellules neurosécrétrices, ou du mécanisme par lequel elles interviennent provoquerait la disparition des microvillosités et de la pinocytose.

L'effet ainsi observé chez les femelles permet d'expliquer les perturbations de la vitellogénèse et la diminution importante de la fécondité des femelles traitées.

Ainsi les irradiations X agissent à deux niveaux sur le potentiel reproducteur des femelles, sur les ovocytes mûrs et chorionnés maintenus en rétention dans les oviductes et qui présentent une sensibilité élevée, et sur les jeunes ovocytes en cours d'accroissement.

Reçu pour publication en octobre 1973.

SUMMARY

THE EFFECTS OF THE IRRADIATIONS X ON THE REPRODUCTIVE POWER OF *ACANTHOSCELIDES OBTECTUS* SAY (COLEOPTERA : BRUCHIDAE)

Effects of ionizing radiations were studied in *Acanthoscelides obtectus*. Chorion covered ovocytes stored in lateral oviducts were more sensitive than young growing oocytes. On other hand, studies of fine structure on ovarioles of treated females show that damage to oocyte membrane can explain vitellogenesis perturbations.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON E., 1964. Oocyte differentiation and vitellogenesis in the roach *Periplaneta americana*. *J. Cell Biol.*, **20**, 131-155.
 BACQ P., ALEXANDER L. M., 1961. *Fundamentals of radiobiology*. Pergamon Press, New York and London, 157-216.

- BAKER T. G., 1971. Comparative aspect of the effects of radiation during oogenesis. *Mutation Res.*, **11**, 9-22.
- BIEMONT J. C., 1973. Effects of ionizing radiation on the bean weevil *Acanthoscelides obtectus* SAY (Coleoptera : Bruchidae). *J. Sotred Prod. Research* (soumis pour publication).
- BUNNING J., 1972. Untersuchungen am Ovar von *Bruchidius obtectus* SAY (Coleoptera : Polyphagae) zur Klärung des Oocytenwachstums in der Prävitellogenese. *Z. Zellforsch.*, **128**, 241-282.
- COULOMB P., COULOMB C., 1972. Restauration de méristèmes radiculaires de courge anoxiée. *C. R. Acad. Sci.*, **274**, 856-858.
- COULON J., FABRIES M., 1972. Modifications du réticulum endoplasmique, des dictyosomes et des mitochondries dans les bourgeons du Cornouiller mâle (*Cornus mas* L.) soumis à l'irradiation γ du radio-césium. *C. R. Acad. Sci.*, **274**, 1686-1688.
- DE LOOF A., LAGASSE A., 1970. The ultrastructure of the follicle cells of the ovary of the Colorado beetle in relation to yolk formation. *J. Insect Physiol.*, **16**, 211-220.
- FERGUSON D. M., ETHERTON J. E., HAYES M. J., 1969. Mitochondrial increase after long term feeding of morfamquat. *Nature*, **224**, 83-84.
- HUGON J., MAISIN J. R., BORGERS M., 1963. Modifications ultra-structurales précoces des cellules des cryptes duodénales de la souris après irradiation par rayons X. *C. R. Soc. Biol.*, **11**, 141-145.
- HUIGNARD J., 1973. *Influence de quelques stimulations externes dues à la copulation sur la fonction reproductrice des femelles chez Acanthoscelides obtectus* SAY (Coléoptère, Bruchidae). Thèse de Doctorat d'État.
- LABEYRIE V., 1968. Longévité et capacité reproductrice de lignées d'*Acanthoscelides obtectus* sélectionnées en fonction de la réponse aux stimuli de ponte. *C. R. Soc. Biol.*, **162**, 2203-2206.
- MANDL A. M., 1964. The radiosensitivity of germ-cells. *Biol. Rev.*, **39**, 288-371.
- MURAKAMI A., 1971. Radiation induced recessive visible mutations of oocytes during meiosis in the silkworm. *Genetics.*, **67**, 109-120.
- NAIR K. K., BHAKTHAN N. M. G., 1969. Preliminary studies on the ultrastructural damage in the flight muscle of gamma-irradiated house fly. *Int. J. Radiat. Biol.*, **16**, 397-399.
- PRZELECKA A., DUTKOWSKI A. B., 1972. Morphological basis of follicle cells-oocyte interaction in normal pupae and isolated abdomina of *Galleria mellonella* L. *Experientia*, **28**, 556-558.
- ROTH T. F., PORTER K. R., 1964. Yolk proteine uptake in the oocyte of the mosquito *Aedes aegypti* L. *J. Cell. Biol.*, **20**, 313-332.
- WHITING A. R., 1940. Sensitivity to X-rays of different meiotic stages in unlaidd eggs of *Habrobracon*. *J. Exp. Zool.*, **83**, 249-269.

PLANCHE I

FIG. 1

Mitochondrie du tissu nourricier de femelle témoin, non irradiée ($\times 67000$).

FIG. 2

Mitochondrie de femelle irradiée à 2 jours à 9 000 R. La matrice se clarifie et les crêtes se désorganisent ($\times 67000$).

FIG. 3

Noyau du tissu nourricier de femelle témoin ($\times 5000$).

FIG. 4

Noyau du tissu nourricier de femelle irradiée. Le nucléole est fragmenté et dispersé dans le noyau. On note la présence de mitochondries à matrice claire ($\times 5000$).

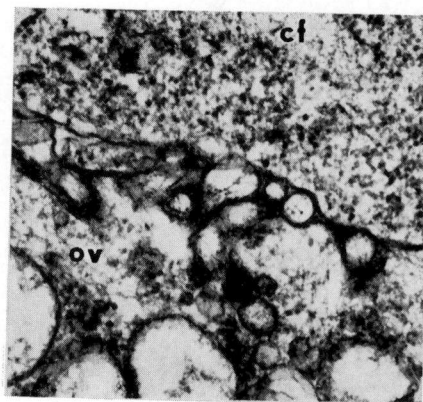
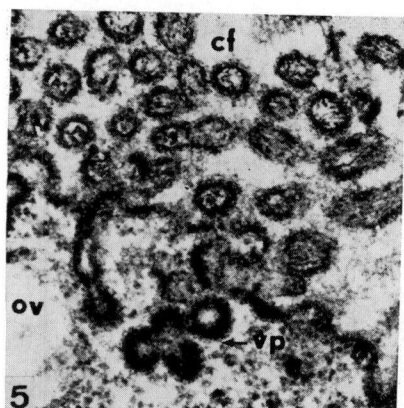
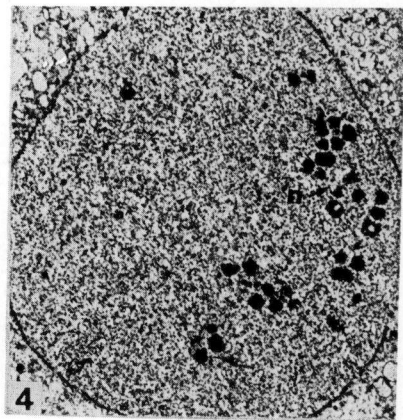
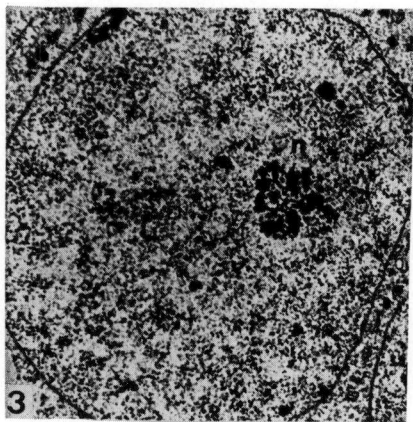
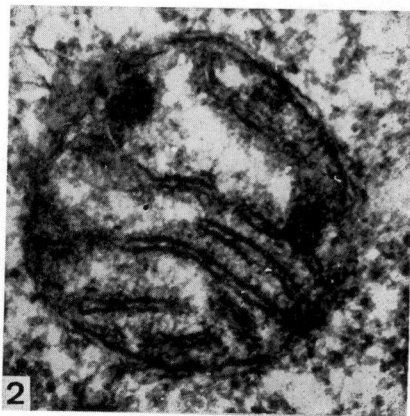
FIG. 5

Zone de contact entre l'ovocyte en cours de vitellogenèse et les cellules folliculaires. La surface de l'ovocyte est formée de nombreuses microvillosités entre lesquelles se trouvent les vésicules de pinocytose ou « coated vesicles » ($\times 35000$).

FIG. 6

L'activité de pinocytose de la membrane de l'ovocyte tend à disparaître. Le matériel dense s'accumule entre la membrane de l'ovocyte et celle de la cellule folliculaire ($\times 35000$).

- n : nucléole ;
- ov : ovocyte ;
- vp : vésicule de pinocytose ;
- cf : cellule folliculaire.



ACCLIMATATION,
SUR LA CÔTE MÉDITERRANÉENNE FRANÇAISE,
DE *PHANEROTOMA FLAVITESTACEA* FISCHER
(HYMENOPTERA, BRACONIDAE)
PARASITE D'*ECTOMYELOIS CERATONIAE* ZELL.
(LEPID., PYRALIDAE)

Jeanne DAUMAL, P. JOURDHEUIL et J. P. MARRO

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches I. N. R. A.,
06602 Antibes

RÉSUMÉ

A la suite d'une série de lâchers à caractère inondatif effectués au cours de l'année 1967 sur une Carouberaie subspontanée des environs de Nice, il a été possible d'obtenir l'acclimatation de *P. flavitestacea* sur son hôte naturel *E. ceratoniae*.

Après une courte période d'adaptation, l'activité parasitaire n'a cessé de croître de 1968 à 1971 tandis que le niveau de population de l'hôte marquait simultanément une régression sensible et progressive.

Ce résultat milite en faveur d'une utilisation pratique de cet agent dans des zones agrumicoles et phénicoles plus méridionales où *E. ceratoniae* est susceptible de commettre des dégâts importants.

Deux *Pyralidae Phycitinae* : *Ectomyelois ceratoniae* ZELLER, surtout abondant dans le Bassin méditerranéen (Israël, Chypre, Espagne, Afrique du Nord) et une espèce affine, *Paramyelois transitella* WALKER, essentiellement localisée dans le Sud-Ouest des États-Unis (Floride, Arizona et Oklahoma), sont susceptibles de s'attaquer à diverses cultures fruitières notamment aux plantations d'agrumes et de palmier-dattier. En Espagne, où *E. ceratoniae* sévit sur toute la côte depuis Barcelone jusqu'à Cadix, il n'est pas rare d'enregistrer des pertes de récolte sur oranges Navel atteignant 15 à 30 p. 100 de la production (AGENJO, 1959 ; CARRERO, 1966). En Afrique du Nord, des dégâts ont été plus particulièrement notés sur Datte Deglat Nour (LEPIGRE, 1963)

où le pourcentage de fruits véreux est en moyenne supérieur à 10 p. 100 et peut atteindre 30 p. 100. En Californie, *P. transitella* constitue également un danger sérieux sur oranges Navel ainsi que sur noix et amandes (LOCKWOOD, 1931 ; MICHELBACHER et DAVIS, 1961 ; WADE, 1961).

Aussi n'est-il pas étonnant que, depuis deux décennies, de nombreux travaux aient été consacrés tant dans le Bassin méditerranéen qu'aux États-Unis, à l'étude de l'écologie de ces ravageurs ainsi qu'à la mise au point de méthodes de lutte. Les insecticides semblant d'un emploi souvent difficile et aléatoire, les travaux s'orientent actuellement vers l'utilisation d'insectes entomophages. C'est ainsi que, dès 1962, parallèlement aux observations écologiques poursuivies en Afrique du Nord et sur la Côte d'Azur, la Station d'Antibes mettait au point un élevage permanent, sur *Anagasta kuhniella* ZELLER, d'un hyménoptère Braconide *Phanerotoma flavitestacea* FISCHER dont la présence en quantité parfois importante avait été notée en Algérie sur dattes (BILIOTTI et DAUMAL, 1969). L'intérêt de cet entomophage était également noté, à la même époque, par GOTHILF en Israël (1964, 1969) et une souche était alors importée et multipliée aux États-Unis (CALTAGIRONE, SHEA, FINNEY, 1964 ; RAHALKAR et DOUTT, 1965 ; MEALS et CALTAGIRONE, 1967) en vue de la lutte contre *P. transitella*.

I. — INTÉRÊT DE L'UTILISATION DE *PHANEROTOMA FLAVITESTACEA*

En dehors de la facilité de production de *P. flavitestacea* divers facteurs d'ordre écologique militent en faveur d'une utilisation pratique de cet entomophage dans le Bassin méditerranéen, du moins dans certaines conditions particulières.

Les deux Lépidoptères précités présentent un développement continu (3 à 4 générations annuelles avec quiescence hivernale) et surtout une très grande polyphagie. Comme d'autres représentants de cette sous-famille, ils possèdent la faculté de se nourrir aux dépens de nombreuses denrées entreposées, et notamment sur divers fruits secs, mais leur habitat permanent est essentiellement constitué par des peuplements ligneux extrêmement variés dont les fructifications servent d'aliment larvaire. Celles-ci sont colonisées, soit avant qu'elles atteignent la maturité, soit lorsqu'elles sont en cours de décomposition sur l'arbre ou sur le sol.

Parmi les plantes les plus fréquentées, signalons le Caroubier (*Ceratonia siliqua*), le Dattier (*Phoenix dactylifera*), le Figuier (*Ficus carica*), le Néflier du Japon (*Eriobotrya japonica*), le Grenadier (*Punica granatum*), le Noyer (*Juglans regia*), diverses Rosacées notamment l'Amandier et le Cognassier, la plupart des *Citrus* et tout particulièrement les Oranges Navel ainsi que plusieurs Légumineuses comme l'*Acacia farnesiana*, le *Robinia pseudoacacia*, le *Gleditschia triacanthos*...

Dès 1963, LÉPIGRE attirait l'attention sur le fait que ces Pyrales ne peuvent se multiplier de façon continue sur des monocultures telles que les *Citrus* et que « les caroubiers, acacias, figuiers situés à proximité d'une plantation constituent un foyer de contamination, une réserve de pondueuses prêtes à se porter sur les oranges dès que celles-ci sont parvenues à un stade de maturité convenant à la descendance. Dans les grandes palmeraies, le danger présenté par des hôtes autres que le Palmier est moindre car, en général, le Dattier y règne seul, mais il réapparaît dans les petites

palmeraies familiales où les cultures intercalaires comportent fréquemment figuiers, cognassiers, grenadiers. »

En d'autres termes, dans de multiples situations, le danger présenté par *E. ceratoniae* sur des productions majeures telles que les agrumes tient à l'existence de foyers secondaires de recontamination qui souvent sont les seuls à permettre l'endémisme de l'espèce et qui, en raison de leur diversité, de leur dispersion, de leur manque d'intérêt économique, ne peuvent faire l'objet de traitement systématique, par ailleurs peu souhaitable sur le plan biocénotique. Leur rôle de station-refuge ne joue pas seulement en faveur du phytophage mais également en faveur du complexe d'ennemis naturels associés à la Pyrale. Ainsi, en Israël, GOTHILF (1969) a constaté que les auxiliaires indigènes, et notamment *Phanerotoma flavitestacea*, présentent une efficacité parasitaire fort différente (50 p. 100 à 0 p. 100) selon qu'il existe ou non, à proximité des plantations, des zones incultes peuplées de Caroubiers sauvages et de végétaux buissonnants. Or, bien que l'inventaire faunique des entomophages soit encore très imparfait sur l'aire de répartition d'*E. ceratoniae*, il semble à peu près certain que les régions situées au nord de la Méditerranée où la Pyrale semble avoir été secondairement introduite et où les habitats sont souvent isolés les uns des autres, tout ou partie du complexe parasitaire associé à cette espèce soit généralement absent.

Il nous apparut dès lors intéressant d'y tenter l'introduction de *P. flavitestacea* et plus particulièrement dans la région de Nice où l'on se trouve précisément à la limite septentrionale de la zone où *E. ceratoniae* présente une réelle importance économique et où il existe un foyer secondaire particulièrement propice à son maintien, en l'occurrence un peuplement subspontané de Caroubiers. Si, dans de telles conditions, on obtenait non seulement une acclimatation de l'entomophage mais un contrôle sensible des populations de Pyrales, il était permis de penser que cette opération mériterait d'être tentée systématiquement dans des habitats plus méridionaux, donc d'un intérêt agronomique plus évident.

II. — CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DU BIOTOPE

A. — Situation géographique

Le biotope d'étude est constitué par un parc communal situé sur un plateau calcaire d'environ 2 km 500 de long sur quelques centaines de mètres de large qui surplombe la mer entre Nice et Villefranche à une altitude moyenne d'environ 200 mètres (fig. 1).

Les données climatiques reportées dans la fig. 2 B proviennent de la Station météorologique voisine du Col de Villefranche (altitude 184 m). L'hygrométrie s'y maintient à un niveau élevé de l'ordre de 78 p. 100 sauf les jours de vent d'ouest (mistral) où elle peut tomber temporairement à 50 p. 100. La température moyenne annuelle est de l'ordre de 15 à 16°C avec des maxima moyens de 23° en juillet-août et de 6 à 8° durant la mauvaise saison. C'est essentiellement à cette époque et surtout au mois de janvier que se situe la période des pluies, l'importance annuelle des précipitations n'excédant par 1 042 mm.

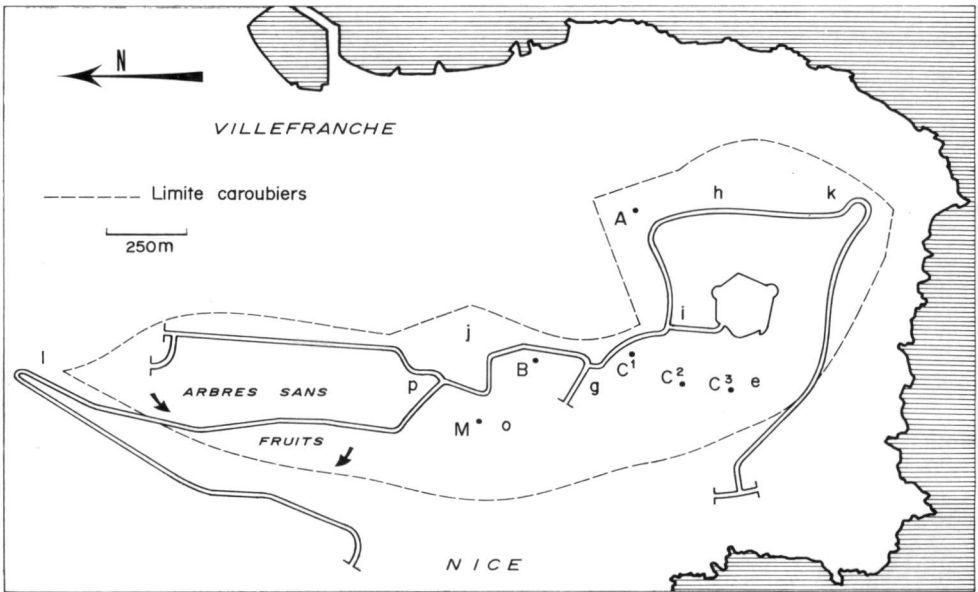


FIG. 1. — Plan de la « Carouberaie » du Mont Boron indiquant la situation des différents points de lâcher et de contrôle

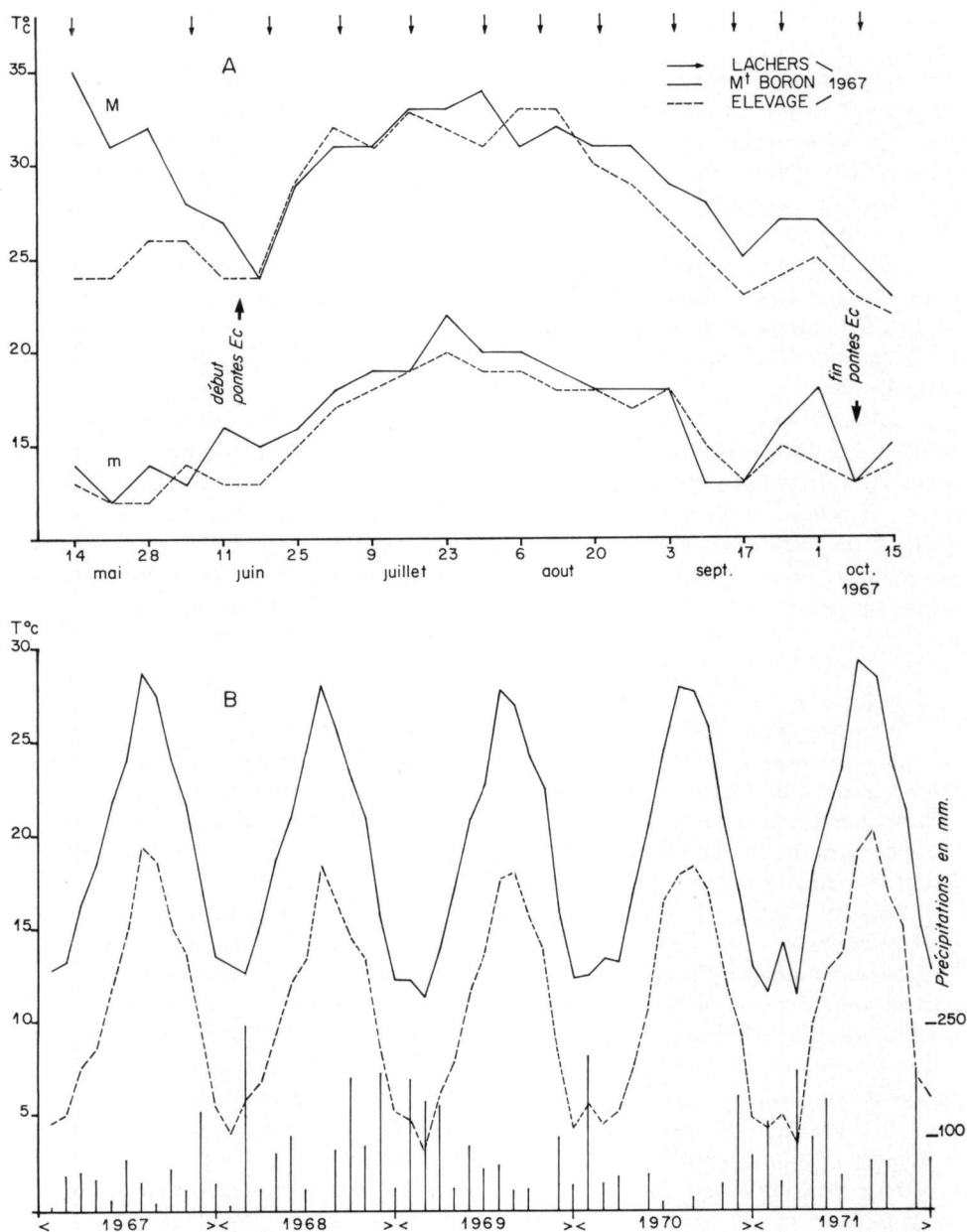


FIG. 2.

A : Moyennes hebdomadaires des températures maximales et des températures minimales quotidiennes, au Mont Boron (trait plein) ainsi que dans l'enceinte d'élevage (trait discontinu) durant la période des lâchers.

B : Moyennes mensuelles des températures maximales quotidiennes (trait plein); moyennes mensuelles des températures minimales quotidiennes (trait discontinu) et moyennes mensuelles des précipitations au Col de Villefranche au cours des cinq années d'observation.

B. — *Caractéristiques botaniques*

Sur la surface du parc, on trouve des essences ligneuses très variées ainsi qu'une végétation arbustive caractéristique de la garrigue méditerranéenne. La seule plante hôte susceptible d'héberger *E. ceratoniae* est constituée par un peuplement diffus de caroubiers, d'âges d'ailleurs fort différents (1 à 150 ans). Sur les 1 370 sujets répertoriés, plus d'un millier n'ont pas encore atteint le stade où ils sont susceptibles de porter des fruits.

Pour les autres, la fructification observée de 1966 à 1972 s'avère très capricieuse. Chez cette césalpinée hermaphrodite, certains sujets même âgés ne donnent jamais de fruits, d'autres de façon irrégulière, d'autres de façon assez constante. Dans ces conditions il est difficile de faire une estimation précise de la masse de fruits produite annuellement.

La floraison de *C. siliqua* s'étale de juin à septembre, la maturation du fruit débute, dans les meilleurs cas, à la mi-septembre et se termine le plus souvent à la fin de l'été de l'année suivante. Il est d'ailleurs plus exact de qualifier de « vieillissement » la modification qui se produit durant cette période de 8 mois. La persistance du fruit sur l'arbre est d'ailleurs essentiellement variable (de 1 à 3 ans). Sous l'effet du vent, on assiste à leur chute permanente et il n'est pas rare de trouver, sous un arbre, plusieurs centaines de gousses à des stades divers de décomposition.

C. — *Biologie et éthologie de E. ceratoniae*

Dans les Alpes-Maritimes, *E. ceratoniae* possède 2 à 3 générations annuelles selon les conditions climatiques. L'hivernation a lieu sous forme de chenilles de différents stades qui restent à l'état quiescent tant que la température est inférieure à 15°C. Les premiers adultes apparaissent début juin et les derniers fin octobre. Si l'on en juge par l'importance numérique des pontes, l'abondance des papillons est particulièrement marquée de la fin juillet au début d'octobre.

Ainsi que le signale GOTHILF (1969), les chenilles ne colonisent pas n'importe quel fruit. On les trouve essentiellement dans les Caroubes à épiderme craquelé ayant déjà passé au moins un hiver, soit sur l'arbre, soit sur le sol. D'après nos observations l'attractivité du fruit resté sur l'arbre est maximum la première année après sa formation, diminue d'environ 50 p. 100 en deuxième année et est ensuite pratiquement nulle. Sur le sol, ces fructifications sont rapidement abandonnées lorsqu'elles se trouvent sous un couvert végétal entretenant une trop forte humidité (fig. 3).

Sur l'ensemble du peuplement étudié, on peut grossièrement estimer à 16 000 le nombre de Caroubes d'âge divers susceptibles d'héberger *E. ceratoniae* en période hivernale. Ainsi que nous le verrons ultérieurement, il n'est pas rare d'en rencontrer jusqu'à 10 et même davantage malgré l'existence d'un cannibalisme larvaire non négligeable.

D. — *L'entomofaune de la Caroube*

Les Caroubes servent de refuge à une biocénose extrêmement diversifiée associée ou non à la présence d'*E. ceratoniae*.

(¹) Nous remercions Monsieur Pierre MOTTES, gestionnaire des forêts communales de la ville de Nice (Office national des forêts) pour l'aide précieuse qu'il nous a apportée au long de cette expérimentation.

Il existe d'autres consommateurs primaires permanents tel le Coléoptère *Anthribidae*, *Araeocerus fasciculatus* DE GEER. La présence des déjections de cet insecte ainsi que de celles d'*E. ceratoniae* semble régler l'abondance de la Tineide, *Tinea cloacella* HAYWORTH. Ces différents occupants peuvent être progressivement éliminés par la larve du Cerambycide *Niphona picticornis* MULS.

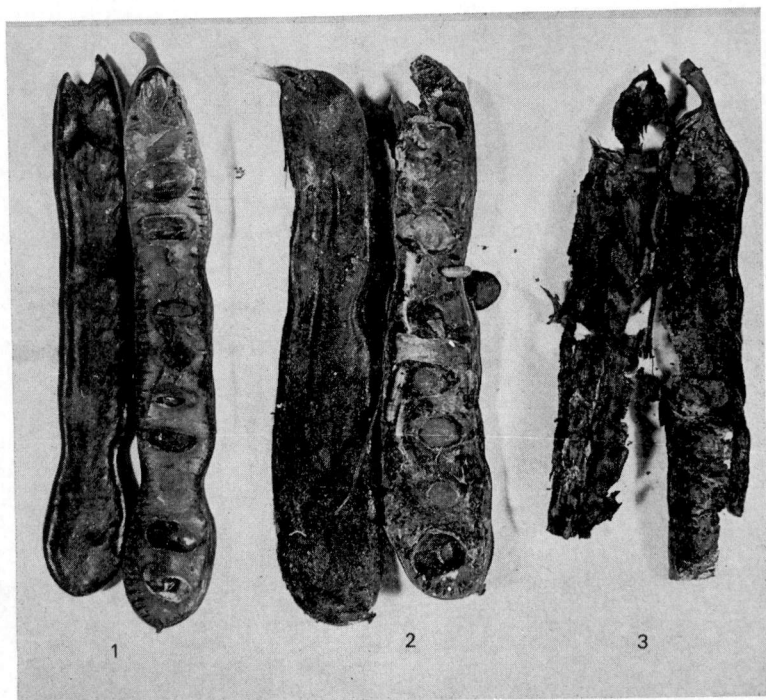


FIG. 3. — Trois stades de maturation et de vieillissement des caroubes

De gauche à droite :

- 1 : fruit mûr de l'année mais trop aqueux pour assurer le développement des chenilles ;
- 2 : fruit âgé d'un an, très attractif ;
- 3 : fruit de 3 ans ne pouvant assurer que le refuge hivernal des chenilles.

Associés à ces insectes phytophages et détritivores, on trouve de nombreux consommateurs secondaires. A la liste précédemment établie par BILIOTTI et DAUMAL (1969), il convient d'ajouter deux punaises *Anthocoridae*, *Lyctocoris campestris* FABRICIUS et *Xylocoris maculipennis* (BAERENSPRUNG), récemment répertoriées et déterminées par M. CARAYON (Muséum d'Histoire naturelle de Paris). Parmi les parasites parfois associés à *E. ceratoniae*, ainsi qu'à *Tinea cloacella* nous signalerons également un Diptère dont l'identification a pu être assurée par M. d'AGUILAR, Chef du service de faunistique (I. N. R. A., Versailles) ; il s'agit de *Craspedothrix zonella* ZETT.

Nous avons également recensé le Braconide *Baeacis intermedia* FÖRSTER, parasite des chenilles d'*E. ceratoniae* ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ Nous adressons nos vifs remerciements à MM. CARAYON, d'AGUILAR ainsi qu'au Docteur FISCHER qui a déterminé *B. intermedia* et qui a, par ailleurs, confirmé l'identité de *P. flavitaceae* FISCH. deux ans après les lâchers.

Ainsi que nous l'avions fait antérieurement en Algérie, nous avons recherché systématiquement la présence des Hyménoptères *Phanerotoma dentata* PANZ., et *flavitestacea* FISCH. non seulement au niveau de la caroubieraie du Mont Boron mais dans un large périmètre autour de ce biotope (Menton, Aspremont, Cannes). Durant cette enquête qui s'est étalée de 1962 à 1966 et qui a comporté l'examen d'une trentaine de relais alimentaires, nous n'avons trouvé qu'un seul exemplaire de *Phanerotoma dentata* PANZ et aucun de *P. flavitestacea*.

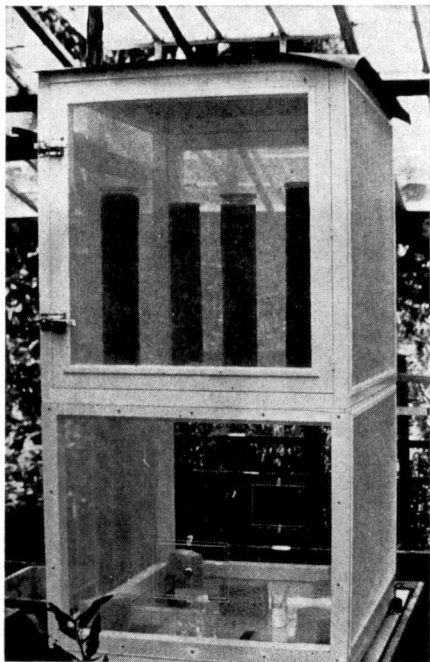
En ce qui concerne les autres entomophages, le taux de parasitisme réel obtenu par dissection de toutes les larves d'*E. ceratoniae* contenues dans les fruits récoltés reste faible. De 1966 à 1972, celui-ci atteint à peine 2 p. 100 annuellement.

On note également la présence endémique dans l'intestin des chenilles d'une Eugregarine qui, selon ORMIÈRES (Faculté des Sciences de Montpellier), appartiendrait au genre *Leydiana*. Le taux de contamination oscille annuellement entre 1,3 et 25 p. 100.

III. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — Réalisation des lâchers de *P. flavitestacea*

Dès leur éclosion, les Hyménoptères adultes sont introduits dans une cage d'environ 2 m³ (fig. 4 A) dont le compartiment inférieur fortement éclairé comporte diverses sources alimentaires (miel et eau) et le compartiment supérieur ombragé est garni de manchons grillagés eux-mêmes



A



B

FIG. 4.

A : cage de conservation des adultes de *P. flavitestacea*

B : détail d'un cylindre grillagé du compartiment supérieur montrant les adultes regroupés en période diurne sur le manchon de papier noir.

Nombre de chenilles et de parasites
pour 100 fruits

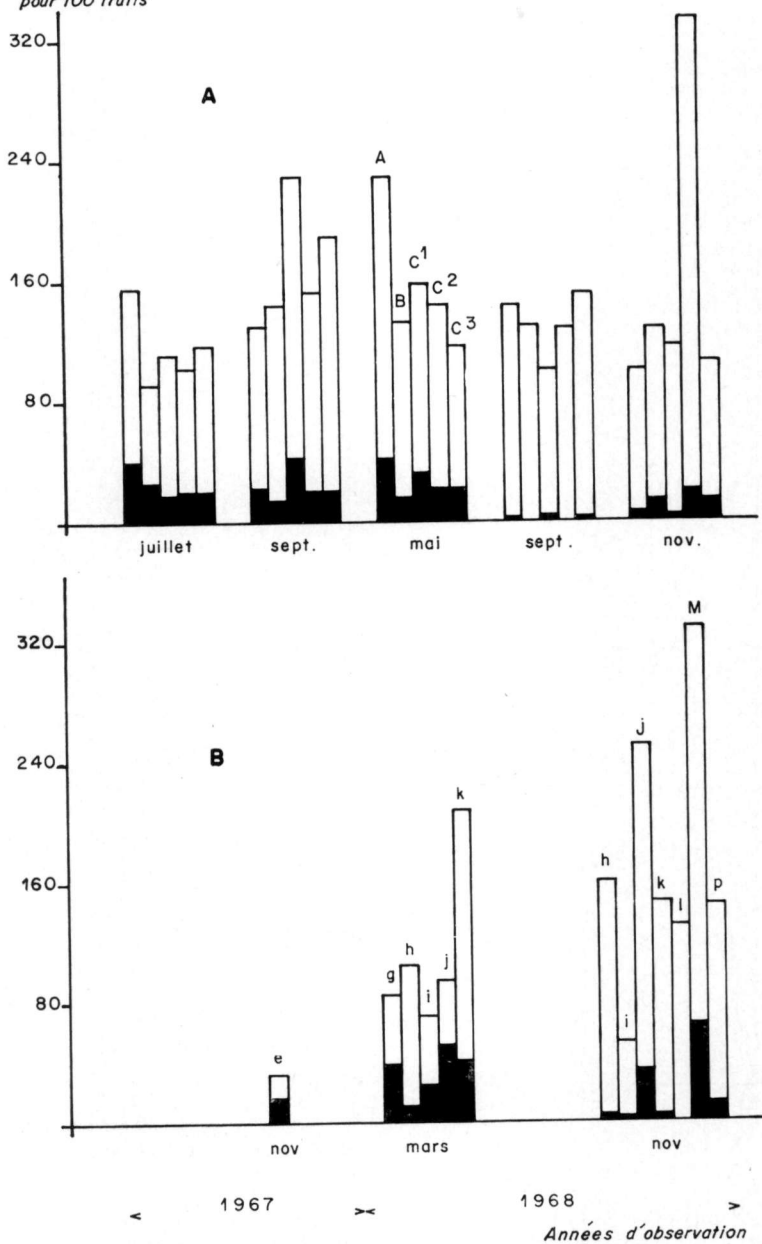


FIG. 5. — Évolution du nombre de chenilles saines
et parasitées pour 100 fruits durant les années 1967 et 1968

- a) Données relatives aux masses de caroubes artificiellement introduites dans les différents points de lâcher (A, B, C 1, C 2, C 3).
b) Données relatives à des récoltes de fruits effectuées dans d'autres points de la carouberaie.

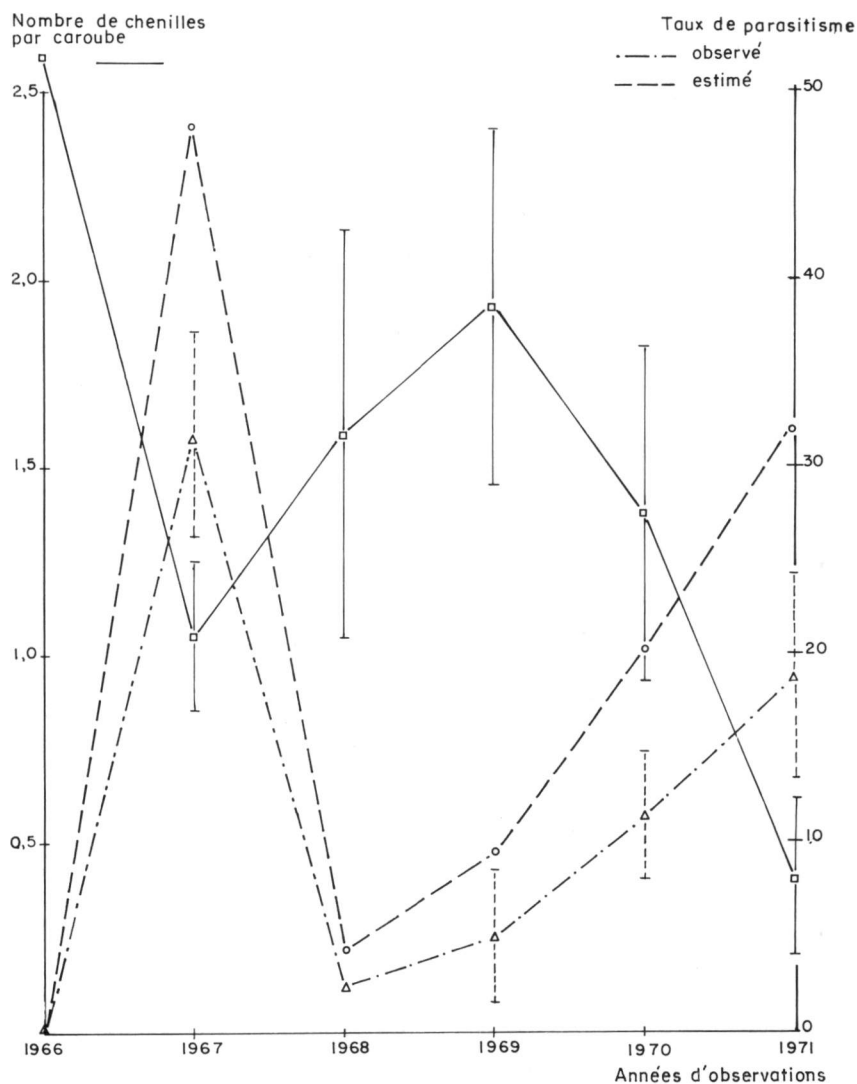


FIG. 6. — Évolution relative du taux de contamination des caroubes par *E. ceratoniae*, du taux de parasitisme observé par dissection et du taux de parasitisme présumé

Moyenne et écart-type des résultats obtenus en échantillonnant les fruits sur l'arbre ou sur le sol au niveau des 5 points de lâcher

remplis de papier noir plié en accordéon. Du fait du rythme d'activité essentiellement crépusculaire et nocturne de l'espèce et de son phototactisme négatif, la partie inférieure n'est fréquentée que la nuit, tandis que, durant le jour, les insectes se concentrent dans les manchons de la partie supérieure. Ces manchons peuvent alors être retirés sans manipulation préjudiciable à la survie de l'insecte et placés dans des enceintes isothermes en vue de leur transport sur les lieux de lâcher (fig. 4 B). La conservation des adultes dans ces enceintes n'a jamais excédé 14 jours, délai au-delà duquel on constate une chute progressive du potentiel de reproduction.

Les points de lâchers (fig. 1) ont été choisis de façon à obtenir une représentation aussi large que possible des diverses particularités écologiques du biotope et notamment du mode de fructification de la plante-hôte :

Point A : Arbres en plein vent à fructification irrégulière et tardive.

Point B : Arbres en « haies » à fructification régulière et tardive.

Point C₁, C₂ : Arbres à fructification assez régulière et à maturation des fruits dans l'année.

Point C₃ : Arbres à fructification faible ou nulle.

Point M : Arbres volumineux avec superposition, sur les branches et sur le sol, de fructifications datant de trois années successives.

De Juin à Octobre, ont été effectués, à 15 jours d'intervalle 12 lâchers inondatifs de 2 000 individus chacun (60 p. 100 de femelle et 40 p. 100 de mâles) aux différents points, A, B, C₁, C₂, C₃ et 6 lâchers au point M. C'est-à-dire qu'il a été distribué, au total, durant l'année 1967, près de 130 000 insectes entomophages dans le biotope d'études.

B. — Contrôle des lâchers

Afin d'avoir, aux différents points de lâcher, un dispositif homogène et facilement accessible pour l'appréciation de l'activité parasitaire de *P. flavitaceae*, il nous parut utile d'y augmenter artificiellement le nombre des fruits disponibles. A cet effet, on procéda, le 10 avril 1967, à un ramassage massif de Caroubes sur l'ensemble du peuplement végétal. Cette récolte permit de confectionner des grappes de 160 fruits qui furent réparties à raison de 8 par point de lâcher et suspendues aux quatre points cardinaux de la frondaison de deux arbres contigus. Chacune de ces grappes était subdivisée en 5 chapelets de 32 fruits non contaminés par *E. ceratoniae* mais choisis comme particulièrement réceptifs à la ponte de ce ravageur. La mise en place de ce dispositif eut lieu une semaine après la récolte des Caroubes, soit un mois et demi environ avant l'apparition des premiers papillons et le début des lâchers de parasites.

Une première série de contrôles a été réalisée en prélevant, aux différents points de lâchers, un des chapelets situés à chacun des 4 points cardinaux, ceci successivement en juillet, puis en septembre 1967, en mai, en septembre et novembre 1968. Toutes les caroubes ont été ouvertes afin d'établir le niveau de population d'*E. ceratoniae*, puis les larves de cet insecte, ainsi que celles de *Tinea cloacella*, ont été disséquées sous binoculaire dans le but de préciser la nature et l'importance du parasitisme (fig. 5 A).

Toutefois afin de déterminer, dès la première année, la distribution du parasite dans le temps et dans l'espace, c'est-à-dire notamment sa dispersion horizontale sur l'ensemble de la carouberaie et son activité, non seulement au niveau de la frondaison mais encore au niveau du sol, cet échantillonnage fut complété par des récoltes périodiques de caroubes, soit encore en place sur les arbres, soit tombées sur la strate herbacée. Ces ramassages effectués aussi bien sur les lieux de lâcher qu'en d'autres points de la carouberaie (fig. 1 points e, h, i, j, k, l, m, o) ont eu lieu non seulement en juillet et septembre 1967, mais en septembre et novembre 1968, parallèlement aux contrôles sur chapelets artificiels ; ils se sont ensuite poursuivis à raison d'une récolte par an, se situant en général en novembre, c'est-à-dire au moment où la population de *E. ceratoniae* entre en quiescence (fig. 5 B et fig. 6). En chaque point, l'échantillonnage portait sur un minimum d'une cinquantaine de caroubes susceptibles d'héberger des chenilles. L'analyse des résultats était effectuée selon le protocole décrit précédemment.

IV. — PRÉSENTATION ET DISCUSSION DES RÉSULTATS

Nous examinerons successivement les résultats de l'année 1967 où il y a eu une intervention permanente par lâchers périodiques de *P. flavitaceae* et ceux des années suivantes où nous avons laissé évoluer spontanément les populations de parasites.

A. — Résultats de l'année 1967

Compte tenu qu'il y avait, sur l'ensemble de la carouberaie, 16 000 fruits refuges contenant chacun en moyenne moins de 3 chenilles durant l'hiver 1966-67, même si toutes ces larves ont donné des papillons féconds, la population imaginale n'a pas excédé 25 000 femelles capables d'émettre 200 œufs en moyenne chacune. Sur toute la période de ponte de cette génération (juin, juillet), ont été libérés au minimum 40 000 *P. flavitestacea* soit environ 25 000 femelles ayant une fécondité potentielle de 800 à 1 000 œufs. Compte tenu du fait que les lâchers ont été constamment circonscrits à la frondaison de 5 à 6 arbres particuliers, il convient de constater que l'opération a pris dès le départ le caractère d'un traitement inondatif susceptible de saturer le milieu en Hyménoptères. Cette situation s'est maintenue durant toute la bonne saison puisque les introductions périodiques d'entomophages se sont poursuivies au même rythme et avec la même intensité jusqu'en octobre alors que la densité de la population hôte non seulement ne s'accroissait pas mais marquait une sensible diminution (1,15 à 1,5 chenille par fruit en juillet et septembre 1967).

Même dans ces conditions particulières, il s'avère que, dans les contrôles effectués sur fruits artificiellement introduits (chapelet), le taux de parasitisme n'a pas tendance à s'accroître sensiblement au cours de l'été (21 p. 100 en juillet, 13,9 p. 100 en septembre, 17,2 p. 100 sur population hivernante pour l'ensemble des points A, B, C₁, C₂ et C₃) et même se stabilise rapidement à un niveau assez modeste (fig. 5 A).

Ce résultat appelle en fait trois remarques importantes :

1° Pendant la période d'études, c'est-à-dire de 1967 à 1971, nous n'avons jamais trouvé, dans les chenilles hôtes ou dans les Caroubes, de stades de développement de *P. flavitestacea* autres que le premier âge larvaire. Or si l'œuf de ce parasite achève son développement embryonnaire dans celui de son hôte, par contre, la larve continue à avoir une vie endoparasitaire jusqu'au troisième stade. Ensuite, après une courte phase ectophage, elle se nymphose obligatoirement sur la dépouille de la chenille, étant alors enfermée dans l'enveloppe soyeuse tissée par cette dernière (BILIOTTI et DAUMAL, 1969).

Au laboratoire, nous avons constaté que lorsque l'Hyménoptère atteint la fin du premier âge larvaire, les chenilles parasitées qui sont à l'avant dernière mue, ont tendance à quitter prématurément le milieu alimentaire. Tout porte à croire qu'un phénomène analogue se produit sur l'hôte naturel ; les chenilles parasitées abandonnent assez tôt les caroubes pour se réfugier dans des lieux qui n'ont pu être précisés.

Si l'on admet que la durée du premier stade larvaire (L_1) de *P. flavitestacea* est à peine supérieure à celle de l'ensemble des autres stades préimaginaux (L_2 à nymphe), il est raisonnable d'estimer que, globalement, près de la moitié des individus parasités peuvent échapper à notre méthode d'investigation. Dans cette hypothèse, le taux de parasitisme enregistré est très inférieur au taux réel. On peut calculer que pour des valeurs apparentes de l'ordre de 20 à 30 p. 100, les valeurs réelles s'établiraient respectivement à 33 et 45 p. 100.

2° La deuxième remarque porte sur le fait que, pour cet essai, nous avons utilisé une souche de *P. flavitestacea*, certes originaire d'*E. ceratoniae*, mais élevée de façon

continue pendant 5 ans, soit approximativement pendant 40 générations successives, sur *A. kühniella*. Or, aussi bien en 1962, lors de la mise en élevage de ce parasite qu'en 1971, lors d'un essai de réadaptation à *A. kühniella* d'individus acclimatés au Mont-Boron sur *E. ceratoniae* depuis 1967, il a été constaté une très nette tendance des femelles à restreindre leur ponte sur cet hôte de substitution et il a fallu un nombre important de générations successives (6 à 7) pour retrouver une fécondité normale (FERRAN et LAFORGE, 1973). Il n'est pas interdit de penser qu'un phénomène analogue se soit produit dans le cas inverse du passage d'*A. kühniella* à *E. ceratoniae* ce qui expliquerait dans une certaine mesure le manque d'efficacité parasitaire.

3° Enfin, il convient de constater également une très rapide dispersion des entomophages adultes à partir des points de lâcher. Non seulement, il était vérifié que le parasite prospecte aussi bien les fruits situés dans la frondaison que ceux tombés au sol, mais on établissait, dès l'automne et l'hiver 1967-68, que des caroubiers situés à l'autre extrémité du peuplement végétal par rapport aux points de lâchers, c'est-à-dire à plus de 500 m, hébergeaient une population de chenilles dont le taux de parasitisme était sensiblement égal à celui des autres lieux. *P. flavitestacea* était également retrouvé dans des chenilles d'*E. ceratoniae* colonisant d'autres fruits tels que des nèfles et des raisins situés au voisinage du peuplement de Caroubes. Il s'est donc produit une dilution très rapide de la population entomophage sur l'ensemble du biotope, phénomène qui souligne une excellente capacité de dispersion chez cet Hyménoptère mais qui a pour effet de réduire son efficacité parasitaire aux points de lâcher.

D'une façon générale, pour l'année 1967, bien que l'on ait choisi des sites d'intervention très variés, notamment en ce qui concerne la disponibilité en fruits réceptifs pour *E. ceratoniae*, il n'apparaît pas de différences locales significatives en ce qui concerne le taux de parasitisme enregistré. Il est à noter toutefois que, pour la période hivernale, les estimations obtenues à partir de fruits artificiellement introduits (en moyenne 13,9 p. 100 en septembre, 17,2 p. 100 le 1-05) sont constamment inférieures à celles obtenues à partir de fruits se trouvant naturellement sur l'arbre ou sur le sol aux mêmes endroits (en moyenne 31,8 p. 100 le 25-11). Les sondages effectués à la même époque en différents autres points de la Carouberaie donnent des résultats certes plus hétérogènes (de 10 à 53 p. 100) mais en moyenne comparables aux précédents (fig. 5 A et B).

B. — Résultats des années ultérieures

Au cours des années 1968 à 1971, l'évolution de l'activité parasitaire a été contrôlée uniquement à l'automne au moment où les différents stades larvaires de *E. ceratoniae* entrent en quiescence.

Il apparaît tout d'abord, pour l'ensemble des points de lâcher (A à C₃), une chute spectaculaire du taux de parasitisme qui, à la fin de 1968 n'excède pas 3 à 4 p. 100 en septembre et tombe à environ 1 p. 100 en novembre tant sur fruits directement prélevés sur l'arbre ou sur le sol que sur chapelets artificiels. Dans les autres parties de la carouberaie, à l'exception d'un cas dont nous reparlerons ultérieurement (M), on note également une diminution très sensible des valeurs par rapport à l'année précédente (point K : 3 p. 100 contre 20 p. 100 ; point I : 5 contre 33,3 ; point J : 13 contre 53,2) ce qui laisse craindre une disparition rapide de cet entomophage.

En fait, à partir de 1969, le phénomène s'inverse très nettement puisque pour tous les points de lâcher, on enregistre d'année en année, un accroissement progressif et très sensible du taux du parasitisme ; celui-ci passe en moyenne sur fruits naturels de 2 p. 100 en 1968 à 5 p. 100 en 1969, 11 p. 100 en 1970 et près de 19 p. 100 en 1971 (fig. 6). Les récoltes dans les autres parties de la plantation sont numériquement insuffisantes pour établir des résultats significatifs mais on peut dire que la tendance générale est identique (1,3 à 8 p. 100 de parasitisme en 1969 ; 4,6 à 9,3 en 1970 et 14 à 34 p. 100 en 1971).

En d'autres termes, cinq années après son introduction et malgré l'existence de conditions climatiques hivernales parfois extrêmes (en mars 1971, fig. 2 B), non seulement le parasite s'est maintenu dans le biotope mais son activité ne cesse de croître.

Faute d'un recul suffisant et d'une analyse approfondie du phénomène, il serait certainement hasardeux d'affirmer que cette évolution favorable est essentiellement liée à une réadaptation progressive du parasite à son hôte naturel et qu'elle se maintiendra ou s'accroîtra au cours des années à venir mais c'est néanmoins une hypothèse parfaitement plausible compte tenu de ce que nous avons signalé précédemment.

Il apparaît également, notamment sur la figure 6, que la densité moyenne d'*E. ceratoniae* par fruit refuge subit une évolution chronologique inverse de celle du taux de parasitisme. C'est ainsi que le niveau moyen d'infestation qui était de 2,6 chenilles par caroubes fin 1966, c'est-à-dire avant les lâchers, a toujours été depuis nettement inférieur à ce chiffre et qu'il a atteint les valeurs annuelles les plus basses, soit 1,05 et 0,4 respectivement en 1967 et 1971, c'est-à-dire au cours des deux années à activité parasitaire particulièrement importante. Ces résultats sembleraient indiquer que *P. flavitestacea* peut exercer un rôle régulateur marqué sur le niveau de population de son hôte, même avec un taux de parasitisme apparent assez modeste. Toutefois, une telle relation de cause à effet ne pourra être établie de façon certaine qu'au terme d'une période d'au moins dix années d'observations.

Par contre, il est d'ores et déjà évident que les particularités écologiques locales influent notablement sur l'activité parasitaire. C'est ainsi que dans les zones où il existe des caroubiers à fructification régulière et abondante et où se maintiennent, tant sur l'arbre que sur le sol, des masses importantes de caroubes à différents stades de vieillissement, le taux de parasitisme est, en règle générale, nettement plus élevé que dans les zones où la disponibilité en substrat de ponte pour *E. ceratoniae* est soumise à des aléas du fait de l'irrégularité de la mise à fruit ou de leur récolte périodique. Au point M, par exemple, le pourcentage de chenilles parasitées n'a jamais été inférieur à 8 (1969), il s'est même maintenu à 19 en 1968, année particulièrement critique, et a atteint 34 p. 100 en 1971.

Nous noterons enfin que, dans le biotope étudié, *P. flavitestacea* peut éventuellement attaquer *Tinea cloacella* Hw. A trois reprises, nous avons trouvé des larves de premier âge de ce parasite dans des chenilles. Il a d'ailleurs été possible d'élever au laboratoire le Braconide sur ce nouvel hôte. Les imagos de *P. flavitestacea* obtenus dans ces conditions sont plus petits que ceux provenant d'*E. ceratoniae* mais néanmoins féconds. De même l'espèce *Ephesia* (*Cadra*) *cautella* WALK., régulièrement mais faiblement présente dans les Caroubes, est occasionnellement parasitée par cet Hyménoptère.

CONCLUSIONS

P. flavitestacea peut donc être acclimaté dans des zones relativement septentrionales du Bassin méditerranéen et supporter des froids hivernaux assez accusés. Il manifeste une excellente capacité de dispersion mais son efficacité parasitaire a été, du moins au départ, relativement réduite malgré la mise en œuvre de lâchers à caractère inondatif.

En première analyse, cette action initiale insuffisante pourrait être attribuée à une mauvaise adaptation de la souche utilisée, celle-ci ayant été multipliée en permanence sur un hôte de substitution (*A. kühniella* ZELL.) car on note, au cours de ces dernières années, une augmentation régulière du taux de parasitisme qui, en 1971, atteint en moyenne près de 19 p. 100 et même 34 p. 100 en certains points du biotope.

Compte tenu de notre méthode d'échantillonnage, les chenilles parasitées doivent quitter prématurément les caroubes et échappent ainsi à notre investigation dans une proportion qui avoisine 50 p. 100. En d'autres termes, le taux de parasitisme que nous enregistrons n'est qu'apparent et très inférieur à la valeur réelle. Pour l'année 1971, par exemple, les chiffres exacts se situent vraisemblablement plus près de 32 p. 100 en moyenne et atteignent 50 p. 100 dans certaines localités.

Depuis l'introduction de *P. flavitestacea*, on constate une réduction sensible du niveau de population d'*E. ceratoniae*, notamment au cours des années à forte activité parasitaire et il n'est pas interdit de penser qu'il y a une relation de cause à effet entre les deux phénomènes.

Ces premiers résultats militent nettement en faveur de la répétition de tels essais d'acclimatation dans des zones plus méridionales où *E. ceratoniae* présente un intérêt économique important. Toutefois pour avoir de bonnes chances de réussite, il convient d'opérer au départ avec des lâchers suffisamment abondants et de choisir de préférence des stations refuges d'*E. ceratoniae* non soumises à l'intervention humaine et où, du moins, il existe des conditions permettant le maintien en permanence d'une population hôte assez importante.

Du fait des facilités de production de ce parasite en insectarium, il pourrait également être envisagé des traitements biologiques périodiques sur des cultures intensives telles que les zones agrumicoles ou phénicicoles.

Reçu pour publication en juin 1973.

SUMMARY

ACCLIMATIZATION OF *PHANEROTOMA FLAVITESTACEA* FISHER (HYMENOPTERA, BRACONIDAE)
PARASITE OF *ECTOMYELOIS CERATONIAE* ZELL. (LEPIDOPTERA, PYRALIDAE)
ON THE FRENCH MEDITERRANEAN COAST

After a series of insect release of inundative type during the year 1967 in a spontaneous carob-tree plantation in the neighbourhood of Nice, it was possible to achieve the acclimatization of *P. flavitestacea* on the natural host *E. ceratoniae*.

After a short adaptation time, the parasite activity increased steadily from 1968 to 1971 while the host population level decreased simultaneously in an appreciable and gradual way.

This result supports the idea of applying this agent in southern areas of citrus and palm groves where *E. ceratoniae* may cause serious damages.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGENJO R., 1959. La Polilla de las garrofas, Plaga actual de las naranjas (Lep. Phycit.). *Graellsia*, **17** (mai-juin), 7-19.
- BILIOTTI E., DAUMAL J., HAM R., 1968, 1971. Quelques aspects de la spécificité parasitaire : le parasitisme de *Galleria mellonella* L. (Lep. Pyralidae) par *Phanerotoma flavitestacea* FISCH. (Hym. Braconidae) et *Phryxe caudata* ROND. (Dipt. Tachinidae). *Proc. 15 th. Intern. Cong. Ent. Moscou*, 2-9/8/1968, **2**.
- BILIOTTI E., DAUMAL J., 1969. Biologie de *Phanerotoma flavitestacea* FISCHER (Hymenoptera, Braconidae). Mise au point d'un élevage permanent en vue de la lutte biologique contre *Ectomyelois ceratoniae* ZELL. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **1** (4), 379-394.
- CALTAGIRONE L. E., SHEA K. P., FINNEY G. L., 1964. Parasites to aid control of navel orangeworm. *California Agric.*, **18** (1), 10-11.
- CARRERO J. M., 1966. La « Barreneta del Naranjo » (*Ectomyelois ceratoniae* ZELL.), Ecología y medios de lucha. *Boll. Pat. veg. Entom. Agr.*, **29**, 317-366.
- FERRAN A., LAFORGE J.-P., 1973. L'élevage au laboratoire sur un hôte de substitution, de *Phanerotoma flavitestacea* FISCHER (Hym., Braconidae) : conséquences sur le potentiel biotique de l'espèce. *Entomophaga*, **18** (4), (sous presse).
- GOTHILF S., 1964. Studies on the biology of the carob moth *Ectomyelois ceratoniae* (ZELL.). *The Volcani Institute of Agricultural Research*, Rehovot, Israel, Spec. Bull. n° 76.
- GOTHILF S., 1969. Natural enemies of the carob moth *Ectomyelois ceratoniae* (ZELLER). *Entomophaga*, **14** (3), 195-202.
- LEPIGRE A., 1963. Essais de lutte sur l'arbre contre la Pyrale des Dattes (*Myelois ceratoniae* ZELLER, Pyralidae). *Ann. Epiphyties*, **14** (2), 85-101.
- LOCKWOOD S., 1931. An economic survey of the navel orangeworm, *Myelois venipars* DYAR, in California. *Calif. State Dept. Agr. Monthly Bull.*, **20**, 655-660.
- MEALS D. W., CALTAGIRONE L. E., 1967. Determining the oviposition rythm of *Phanerotoma flavitestacea*, an egg-larval parasite. *J. Econ. Ent.*, **60**, 1118-1120.
- MICHELbacher A. E., DAVIS C. S., 1961. The navel orangeworm in northern California. *Jour. Econ. Ent.*, **54**, 559-562.
- RAHALKER G. W., DOUTT R. L., 1965. A comparison of procedures for marking adult endoparasitic wasps with P 32. *J. Econ. Ent.*, **58**, 278-281.
- WADE W. H., 1961. Biology of the navel orangeworm, *Paramyelois transitella* (WALKER), on almonds and walnuts in northern California. *Hilgardia*, **31** (6), 129-171.

ANNALES DE ZOOLOGIE-ECOLOGIE ANIMALE

VOL. 5 N°. 4 1973

Nom de l'emprunteur

Emprunté le

remis le

INTOXICATION EXPÉRIMENTALE DE LIÈVRES PAR DE LA LUZERNE TRAITÉE AU PARAQUAT

Éliane de LAVAU, G. GROLLEAU et G. SIOU
avec la collaboration technique de Jeannine LE SECH et Annick ARNOLD

*Laboratoire de Phytopharmacie,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles*

*Laboratoire des Petits Vertébrés,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78350 Jouy en Josas*

*Laboratoire de Cytologie,
Faculté des Sciences,
Quai Saint Bernard,
75005 Paris*

RÉSUMÉ

Une expérimentation a été entreprise pour évaluer, chez le Lièvre, *Lepus europaeus* L. les risques d'intoxication pouvant résulter du traitement des luzernes par le Paraquat à la dose normale d'emploi.

Les lièvres ont été placés sur des parcelles de luzerne, immédiatement après le traitement ou quelques heures après, afin de voir si le séchage de la pulvérisation ne diminuait pas l'activité toxique des résidus laissés sur la végétation. Les effets du Paraquat sur les lièvres ont été sensiblement les mêmes dans les deux cas. La moitié des animaux est morte entre 72 et 120 heures après le traitement. Les lièvres survivants, sacrifiés au bout de deux semaines, présentaient des lésions pulmonaires d'atélectasie et d'emphysème et une ulcération très importante de la muqueuse linguale.

Les résidus laissés sur la végétation, exprimés par rapport au poids frais, étaient de l'ordre de 30 p.p.m. pour la luzerne et de 60 p.p.m. pour les graminées adventices. L'analyse des lièvres a montré que le Paraquat n'était pratiquement pas décelable dans les organes, sauf dans le cæcum et que la concentration dans l'urine était très faible.

INTRODUCTION

Le Paraquat (diméthyl-1, 1' bipyridylium-4, 4', généralement sous forme de bichlorure) est un herbicide dont l'emploi est autorisé en France depuis 1962 pour le désherbage de diverses cultures. Un usage particulier s'y est répandu depuis plu-

sieurs années, celui du traitement des luzernes en repos de végétation. Au cours des années 1969 et 1970, des mortalités de lièvres ont été signalées à plusieurs reprises à la suite de traitements de ce type. Le Paraquat a pu être identifié dans certains des lièvres trouvés morts (LAVAU, non publié). Ces observations ont attiré l'attention sur les risques éventuels d'un tel usage. Deux hypothèses peuvent être émises pour expliquer ces accidents. D'une part, les risques d'intoxication seraient plus grands lors des traitements effectués par temps humide (NEWMAN, 1971). D'autre part, la sensibilité du Lièvre à l'égard de la luzerne traitée au Paraquat pourrait être particulièrement élevée. Selon certains auteurs (CLARK, Mc ELLIGOTT, et HURST, 1966), la toxicité de ce produit apparaît, en effet, comme très variable suivant les espèces animales testées. Une étude expérimentale a donc été entreprise pour évaluer la toxicité du Paraquat à l'égard du Lièvre et pour comparer ses effets dans le cas d'une consommation de végétation humide et dans celui de végétation ressuyée. Cette étude a comporté l'observation du comportement et de la mortalité des animaux, l'examen histo-pathologique de certains organes, ainsi que la détermination des résidus de Paraquat dans les plantes traitées et dans les lièvres.

MATÉRIEL, ET MÉTHODES

1. — *Les animaux*

Des lièvres sauvages, *Lepus europaeus* L., provenant de populations indigènes naturelles et maintenus en semi-liberté, ont été capturés le 28 février 1972. Huit animaux ont été choisis (4 mâles et 4 femelles) et lâchés à raison d'un couple par enclos. Durant une semaine, ils furent acclimatés, se nourrissant de la végétation présente.

2. — *Le produit*

Un échantillon de la spécialité commerciale « Gramoxone », dont la concentration homologuée est de 200 g de Paraquat par litre, a été utilisé pour la préparation d'une bouillie, à raison de 3 l de spécialité dans 500 l d'eau. Les traitements ont été faits à la dose normale de 500 l de bouillie à l'hectare, soit 600 g/ha de matière active. Chaque quantité de 20 l de bouillie, nécessaire pour le traitement d'un enclos, a été préparée séparément et appliquée à l'aide d'un pulvérisateur du type « appareil à pression constante » (cuve de 2 l, rampe C. N. E. M. A., propane) avec une vitesse d'avancement d'environ 4 km/h.

3. — *Modalités expérimentales*

L'expérience a eu lieu sur les terres du Centre de Recherches zootechniques de l'Institut national de la Recherche agronomique, à Jouy en Josas (Yvelines) (1).

Dans un champ de luzerne, envahi de graminées et autres adventices, un ensemble de huit enclos a été installé comme indiqué sur la figure 1. Chaque enclos, d'une surface de 400 m² (20 × 20 m), entouré d'un grillage de 2 m de hauteur, était pourvu d'un abri. L'ensemble était adossé à un ruisseau et suffisamment éloigné des bâtiments pour éviter les perturbations humaines.

Dans un premier temps, les lièvres des enclos n° 1 et 3 ont été transférés dans les enclos n° 2 et 4, sitôt après l'exécution du traitement dans ces derniers. Dans un deuxième temps, les lièvres des enclos n° 5 et 7 ont été placés dans les enclos 6 et 8 après un nombre d'heures permettant à la bouillie de sécher sur les plantes.

(1) Grâce à l'obligeance de M. FRADIN, Chef du Service Exploitation, que nous tenons à remercier tout particulièrement.

Des conditions météorologiques favorables ont permis la réalisation du premier essai le 7 mars et du second le 9 mars, c'est-à-dire dans des limites de temps suffisamment rapprochées pour opérer au même stade de végétation.

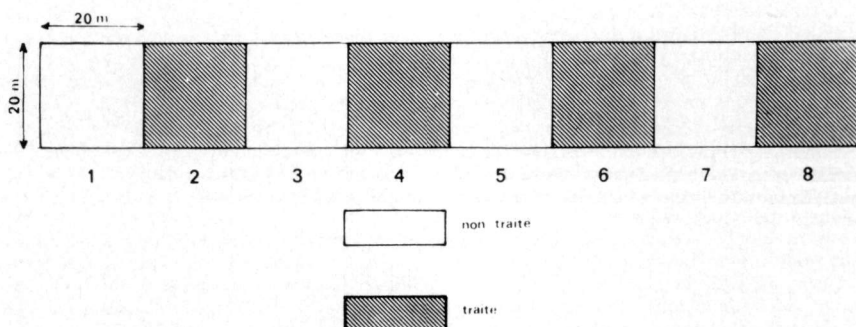


FIG. 1. — Disposition des enclos

4. — Examens histo-pathologiques

Les observations histo-pathologiques, réalisées sur les animaux survivants, ont été pratiquées sur deux types de préparations. D'une part, sur des coupes semi-fines de pièces incluses dans l'araldite, d'autre part sur des coupes à la paraffine.

Les animaux ont été saignés sous anesthésie à l'éther. Pour les poumons, la fixation a été réalisée par insufflation trachéale d'une solution de glutaraldéhyde à 2,5 p. 100 dans le cacodylate de sodium à pH 7,5. De petits fragments ont été immédiatement prélevés, immergés une heure dans ce même fixateur, puis post-fixés pendant le même temps dans l'acide osmique à 2 p. 100 dans le cacodylate et inclus dans l'araldite. Une autre partie des lobes pulmonaires a été immergée dans du liquide de Bouin Hollande et les prélèvements inclus dans la paraffine. Pour les langues, deux fragments ont été prélevés, l'un suivant une section longitudinale, l'autre suivant une section transversale ; ils ont été fixés dans le Bouin Hollande et inclus dans la paraffine.

Les coupes des pièces incluses dans la paraffine ont été colorées par la technique trichromique de Masson (hématoxyline, fuschine-ponceau et bleu d'aniline). La technique au P. A. S. (Periodic Acid Schiff) a été utilisée pour rechercher l'apparition de cellules mucipares au niveau de l'épithélium bronchique.

Des coupes dites « semi-fines » ont été faites avec les pièces incluses dans l'araldite puis colorées au bleu de toluidine pour étudier, plus aisément que sur des coupes à la paraffine, les réactions cellulaires du parenchyme pulmonaire.

5. — Techniques analytiques

a) Analyse des échantillons végétaux.

Des prélèvements de luzerne et de graminées ont été effectués à raison de 5 échantillons de 20 à 50 grammes par parcelle traitée. Cet échantillonnage a été réalisé juste avant l'installation des lièvres dans ces parcelles, c'est à dire immédiatement après le traitement dans le cas de l'expérience sans séchage de la pulvérisation, et 5 heures après le traitement dans le cas de l'expérience avec séchage. D'autres prélèvements ont été effectués le lendemain et le surlendemain du jour du traitement.

Les 40 échantillons prélevés le jour du traitement ont été analysés séparément. Les prélèvements effectués les deux jours suivants ont été mélangés (en prenant 10 grammes dans chaque prélèvement) de façon à avoir un échantillon moyen de luzerne et un échantillon moyen de graminées par parcelle et par jour.

La méthode d'analyse de CALDERBANK et YUEN (1965) a été utilisée. Le Paraquat, libéré du support végétal par ébullition en milieu sulfurique, est séparé des impuretés par chromatographie sur une colonne de résine échangeuse d'ions. Le dosage est réalisé par colorimétrie après réduction du Paraquat en un composé bleu. Quelques légères modifications ont été apportées à la technique décrite par cet auteur.

La concentration du Paraquat dans les végétaux traités étant importante, la prise d'essai

a été limitée à 10 grammes. L'échantillon coupé en petits fragments a été mis à macérer pendant une nuit dans 5 ml d'acide sulfurique 18 N et 50 ml d'eau, afin d'obtenir le lendemain un meilleur broyage des tissus. Après ébullition sous reflux pendant 5 heures, la préparation a été filtrée sur 10 grammes d'Hyflosupercel préalablement lavés avec 150 ml d'eau. Le résidu de filtration a été rincé avec deux fois 10 ml d'eau.

Le filtrat a été soumis à une chromatographie sur résine échangeuse d'ions selon le processus indiqué par CALDERBANK et YUEN. La résine choisie, Dowex 50 W X 8 (100 à 200 mesh), a été préalablement maintenue en contact pendant au moins deux heures dans l'acide chlorhydrique 2 N. Cette résine a présenté l'avantage de donner un bon pourcentage de récupération, ce qui n'avait pu être obtenu avec la Zérolite 225 — SRC 14 (52 à 100 mesh). Cependant la granulométrie de 100 à 200 mesh a eu le gros inconvénient d'aboutir à un colmatage rapide des colonnes, ralentissant considérablement la vitesse d'élution. Avant de procéder à la dernière élution par la solution de chlorure d'ammonium saturé, le lavage de la colonne a été effectué avec le volume d'eau nécessaire pour obtenir un éluat incolore.

Pour le dosage la mesure de la densité optique a été faite à 600 m μ , deuxième maximum d'absorption du Paraquat réduit. Une gamme étalon a été effectuée avec des quantités de Paraquat variant de 5 à 75 μ g dans 10 ml de solution de chlorure d'ammonium saturée, auxquels étaient ajoutés les 2 ml de réactif réducteur indiqué par CALDERBANK et YUEN. La mesure à 600 m μ , possible à cause de la forte concentration des échantillons en Paraquat, a permis d'éviter la mesure dans l'ultra-violet qui nécessite des corrections complexes.

Les témoins de graminées et de luzerne avaient une valeur nulle. La limite de détection était d'environ 20 μ g pour une prise d'essai de 10 grammes, soit 2 p.p.m. Le pourcentage de récupération effectué sur la luzerne a été de 83 p. 100.

b) Analyse des lièvres.

Le cœur, les poumons, le foie, les reins, l'estomac, les intestins et l'urine ont été prélevés et stockés à — 20°C jusqu'au moment de l'analyse.

L'extraction du Paraquat a été faite par broyage des organes dans l'acide trichloracétique selon la méthode communiquée par l'I. C. I. (1968) ⁽¹⁾, mais la purification de l'extrait et le dosage ont été effectués dans les mêmes conditions que dans le cas des tissus végétaux.

Le pourcentage de récupération a été de 108 p. 100 (moyenne de trois déterminations) pour le foie et de 100 p. 100 pour les poumons (une détermination).

La limite de détection de la méthode était d'environ 20 μ g pour une prise d'essai de 15 grammes, soit environ 1,3 p.p.m. Pour l'urine, elle pouvait être abaissée à 0,2 p.p.m., lorsque le volume de l'échantillon atteignait 100 ml.

Dans le cas du contenu du cæcum, l'analyse a été faite selon la technique utilisée pour les végétaux comportant l'ébullition en milieu sulfurique.

RÉSULTATS

1. — Comportement et mortalité

Les résultats obtenus sont résumés dans le tableau 1.

Dans chacun des deux essais les lièvres ne restèrent que 48 heures dans les parcelles traitées. Au bout de ce laps de temps, la végétation étant « grillée », ils ont été remis dans les enclos d'acclimatation.

Les observations ont été faites régulièrement, mais à des intervalles de temps suffisamment espacés, pour ne pas perturber les animaux.

La mortalité observée fut de :

- 3 lièvres sur 4 dans le premier essai, entre 72 et 120 heures,
- 1 lièvre sur 3 dans le second essai, en 72 heures.

(1) Imperial Chemical Industries.

TABLEAU I

Conditions et déroulement de l'expérimentation

	N° des parcelles traitées	Conditions météorologiques	Sexe des lièvres	Heure des traitements	Heure de transfert des lièvres	Mortalité	Observations macroscopiques externes
1 ^{er} essai (7 mars 1972) « traitement non ressuyé »	2	Temps fortement nuageux vent modéré - herbe humide aucune pluie avant ou après traitement.	1 ♂ + 1 ♀	15 h 30-16 h	16 h 30	♂ mort le 12 mars à 8 h	Museau souillé par une hypersécrétion muqueuse.
	4	<i>Idem</i>	1 ♂ + 1 ♀	16 h-16 h 30	17 h	♂ + ♀ morts le 10 mars à 15 h	Museau souillé par une hypersécrétion muqueuse, à laquelle s'ajoutait, chez la femelle, un suintement hémorragique.
2 ^e essai (9 mars 1972) « traitement ressuyé »	6	Le 8 mars : journée très ensoleillée, vent modéré = bon ressuyage de la végétation. Le 9 mars : ciel partiellement nuageux, vent moyen, légère ondée en fin d'après-midi, peu après le transfert des lièvres dans les enclos traités, mais ne laissant aucune trace dans le pluviomètre installé à proximité, ce qui exclue toute modification des conditions expérimentales.	1 ♂ + 1 ♀	10 h 30-11 h	16 h	♂ mort le 12 mars à 15 h	Museau souillé par une hypersécrétion muqueuse.
	8	<i>Idem</i>	1 ♂ + 1 ♀	11 h-11 h 30	16 h 30	♂ mort le 11 mars à 15 h	Museau souillé par une hypersécrétion muqueuse. Diarrhée, constatée dès le jour du traitement, avant transfert sur la parcelle traitée.

Dans le second lot, nous avons éliminé du décompte de l'expérience le mâle de l'enclos traité n° 8, mort en ayant présenté les symptômes d'intoxication par le Paraquat, mais dont l'autopsie avait révélé, au niveau des poumons, du foie et des reins, des nodosités de petite taille, dont la présence nous avait semblé étrangère au traitement.

Les trois femelles survivantes n'ont manifesté aucun symptôme apparent d'intoxication durant les deux semaines qui suivirent. Elles ont été sacrifiées le 22 mars pour examens histo-pathologiques et analyse toxicologique.

2. — Résultats des examens histo-pathologiques

a) Poumons (fig. 2).

A l'observation macroscopique des trois animaux survivants sacrifiés deux semaines après le traitement, on note la surface globuleuse des lobes pulmonaires, parsemée de petites cloques.

L'examen histologique révèle un aspect hétérogène du parenchyme pulmonaire, dans lequel des zones saines alternent avec des zones présentant des lésions élémentaires d'inflammation. Ces lésions sont essentiellement de deux types : atélectasie (pneumonie réticulée hypertrophique) et emphysème (pneumonie réticulée atrophiée) ; les cloques visibles lors de l'autopsie étaient dues à l'emphysème.

Chez les animaux des enclos n° 2 et 8 il existe des collections de macrophages dans de nombreuses cavités alvéolaires ainsi que de grosses cellules alvéolaires desquamées, probablement des pneumocytes granuleux. Aucun exsudat séreux ou fibrineux n'a pu être observé chez les trois animaux. On note en certains points des réactions congestives très importantes des capillaires déterminant même, chez l'animal de l'enclos n° 6, des hémorragies locales. Aucun développement de fibrilles collagènes n'a pu être constaté.

Au niveau des bronchioles, la ciliature de l'épithélium est conservée et la technique au P. A. S. ne révèle pas d'apparition de cellules mucipares comme cela se produit lors d'une agression par un irritant bronchique. Chez l'animal de l'enclos n° 2 de petites traînées muqueuses occupent la lumière de quelques bronchioles. Chez les deux autres lièvres les lumières apparaissent optiquement vides.

b) Langues (fig. 3).

Lors de l'autopsie, la langue des trois animaux était recouverte d'un enduit blanchâtre et visqueux.

Les examens histologiques ont permis de constater que la lésion essentielle réside en une ulcération étendue et profonde de l'épithélium malpighien qui a complètement disparu au niveau de la face supérieure de la langue. L'épithélium a été remplacé par une infiltration leucocytaire qui diffuse aussi dans le chorion. Dans quelques zones il subsiste des vestiges d'épithélium recouverts par une nappe cruorique.

3. — Résidus de Paraquat

a) Dans les végétaux.

Les concentrations de Paraquat, trouvées dans la luzerne et dans les graminées le jour de la pulvérisation, figurent dans le tableau 2. La valeur moyenne des concentrations, exprimée par rapport au poids frais, variait selon les parcelles de 27 à

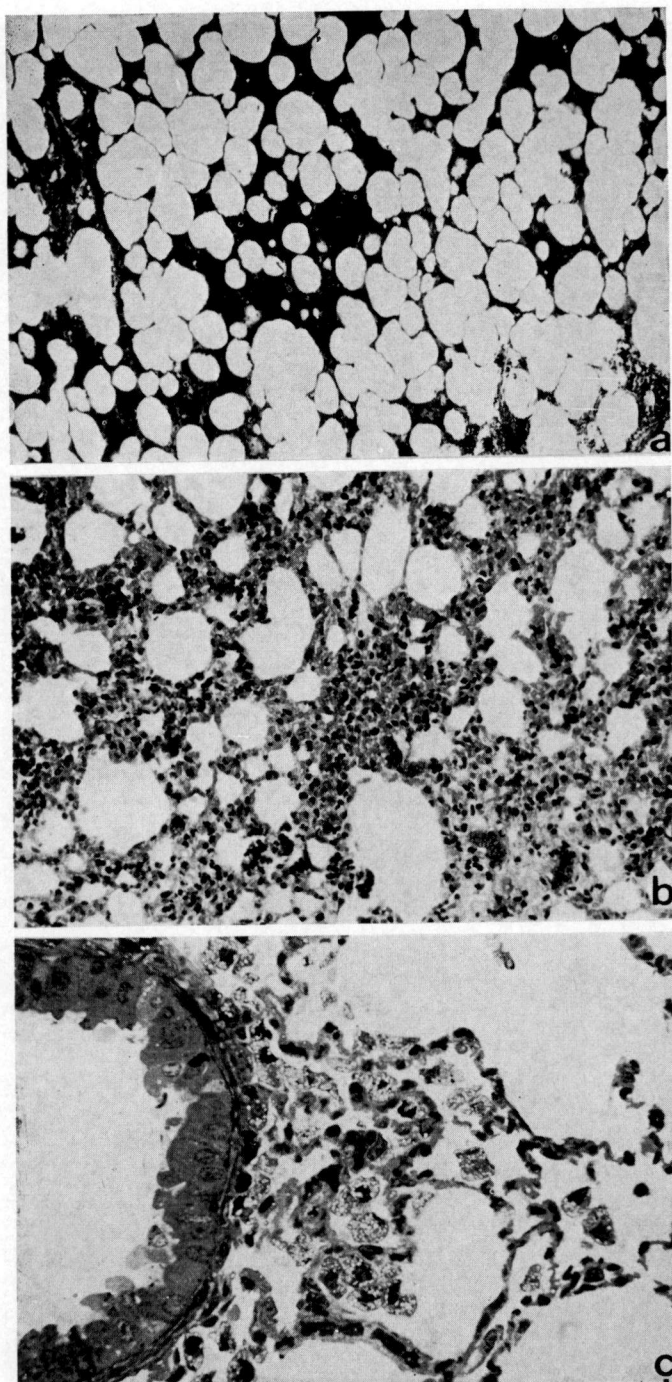


FIG. 2. — *Poumons de lièvres sacrifiés deux semaines après traitement au Paraquat*

- a* : (Gross. $\times 60$) zone d'emphysème ;
- b* : (Gross. $\times 60$) zone de pneumonie réticulée hypertrophique ;
- c* : (Gross. $\times 500$) présence de nombreux macrophages dans des alvéoles juxta-bronchiques.

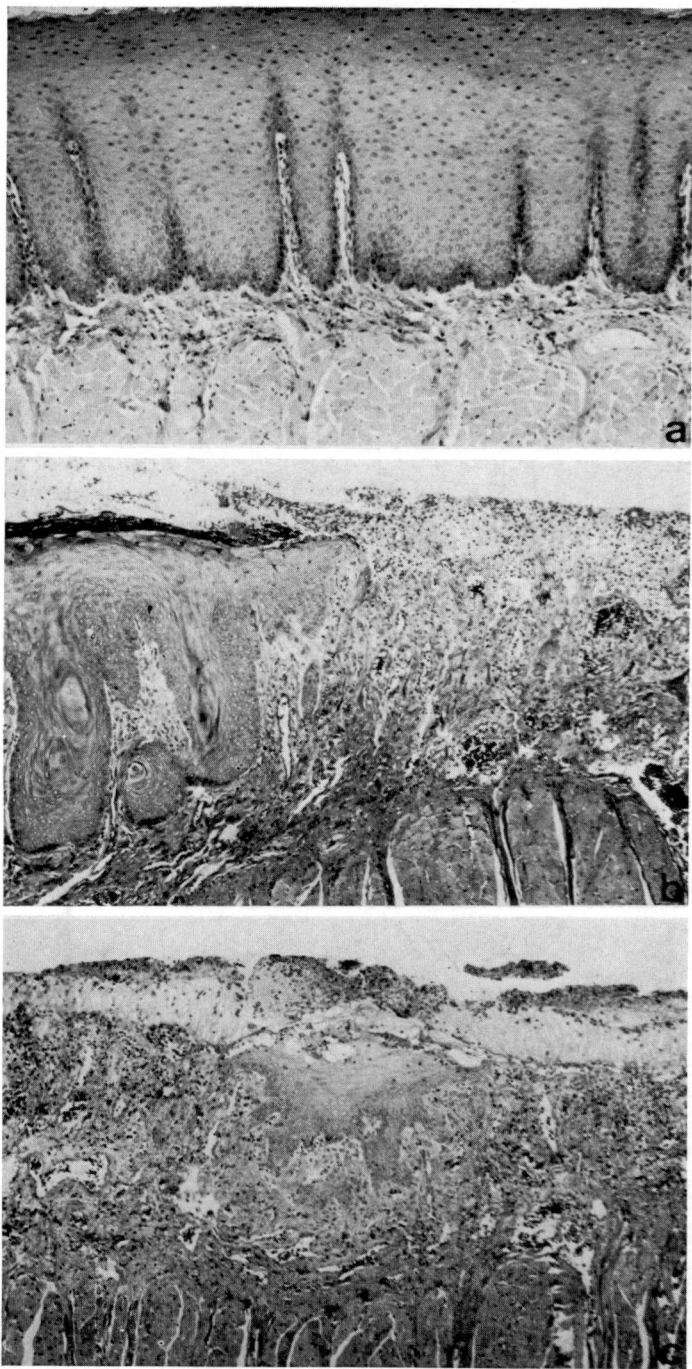


FIG. 3. — Muqueuse épithéliale de langue de lièvre

- a* : (Gross. $\times 80$) muqueuse normale ;
b : (Gross. $\times 60$) destruction progressive de l'épithélium et remplacement par un tissu d'infiltration inflammatoire ;
c : (Gross. $\times 60$) vestige de l'épithélium au milieu d'une zone d'ulcération.

43 p.p.m. pour la luzerne et de 50 à 71 p.p.m. pour les graminées. Cette différence entre la luzerne et les graminées pourrait s'expliquer par le fait que la luzerne était très peu feuillue et que la surface exposée au traitement était plus faible par unité de poids que pour les graminées.

TABLEAU 2

Résidus de Paraquat (ion) dans la végétation, le jour du traitement

N° des parcelles ⁽¹⁾	Nombre de déterminations	Résidus (p.p.m. par rapport au poids humide)	
		Luzerne	Graminées
2	5	27 (7-46) ⁽²⁾	50 (33- 65)
4	5	43 (30-56)	67 (16- 95)
6	5	38 (18-55)	71 (27-104)
8	5	31 (21-43)	69 (44- 87)

(1) Parcelles 2 et 4 : végétation non ressuyée ;
Parcelles 6 et 8 : végétation ressuyée.

(2) Entre parenthèses : les valeurs extrêmes.

L'évolution des résidus a été étudiée pendant les deux jours qui ont suivi celui du traitement et pendant lesquels les lièvres étaient maintenus sur les parcelles traitées. L'action phytotoxique du Paraquat commençant à se manifester, les résidus ont été exprimés par rapport au poids sec. Dans le tableau 3 figurent les concentrations moyennes de Paraquat dans la luzerne et les graminées pour chaque parcelle. Il apparaît que la disparition du Paraquat était faible au bout de deux jours.

TABLEAU 3

Évolution des résidus de Paraquat (ion) dans la végétation après le traitement

N° des parcelles ⁽¹⁾	Résidus de Paraquat (p.p.m. par rapport au poids sec) ⁽²⁾					
	Luzerne			Graminées		
	jour 0	jour 1	jour 2	jour 0	jour 1	jour 2
2	137	87	112	281	235	217
4	174	154	143	307	259	272
6	179	142	91	280	220	204
8	127	137	137	290	241	200

(1) Parcelles 2 et 4 : végétation non ressuyée.
Parcelles 6 et 8 : végétation ressuyée.

(2) La végétation ayant été rapidement desséchée, du fait de l'action phytotoxique du Paraquat, les résultats ont été exprimés par rapport au poids sec.

TABLEAU 4

Résidus de Paraquat (ion) dans les tissus des lièvres

Numéro des parcelles traitées (1)	Sexe des lièvres	Jours entre le traitement et la mort (M) ou le sacrifice (S)	Résidus de Paraquat (ion)					
			Cœur (p.p.m.)	Poumons (p.p.m.)	Foie (p.p.m.)	Reins (p.p.m.)	Cæcum (p.p.m.)	Urine (µg/ml)
2	♂	5 - M	traces possibles ≈ 0,8	ND	ND	ND	11,7	ND
4	♂	3 - M	traces possibles ≈ 1,1	ND	ND	ND	4,8	0,33
4	♀	3 - M	ND	ND	ND	ND	31,0	NA
6	♂	3 - M	ND	ND	ND	ND	ND *	traces possibles
8	♂	2 - M	ND	ND	ND	ND	28,0	≈ 0,2
2	♀	15 - S	ND	ND	ND	ND	traces possibles ≈ 0,5 p.p.m.	0,75
6	♀	13 - S	ND	ND	ND	ND	ND	NA
8	♀	13 - S	ND	ND	ND	ND	ND	traces possibles ≈ 0,7
								ND

Parcelles 2 et 4 : végétation non ressuyée ; Parcelles 6 et 8 : végétation ressuyée.

ND : non décelé.

ND * : analyse de l'exsudat du tube digestif vide.

NA : non analysé (volume d'urine insuffisant).

b) Dans les lièvres (tabl. 4).

Lièvres morts.

Dans les poumons, le foie et les reins, le Paraquat n'a jamais été décelé. La densité optique obtenue lors du dosage colorimétrique était toujours nulle ou si faible que l'on peut dire que la concentration du Paraquat dans ces organes était certainement inférieure à 0,5 p.p.m.

Dans le cœur, la présence de traces peut être considérée comme possible pour les deux lièvres mâles des parcelles n° 2 et 4, les quantités trouvées (0,8 et 1,1 p.p.m.) étant en dessous de la limite de détection sûre du Paraquat.

L'estomac étant vide chez tous les lièvres morts, l'analyse n'a pu en être faite.

Dans le contenu du cæcum des concentrations de 4,8 à 31 p.p.m. de Paraquat ont été trouvées. Dans le cas du lièvre mâle de la parcelle n° 6, les intestins étaient vides et l'analyse a été effectuée sur le liquide qui avait exsudé du tube digestif vide. Le Paraquat n'a pu être décelé dans ce cas.

Pour l'urine, la limite de détection dépendait du volume présent dans la vessie. Chez les lièvres mâles des parcelles n° 4 et 8, les concentrations étaient respectivement de 0,33 et 0,75 µg/ml. La présence de traces de l'ordre de 0,2 µg/ml peut être considérée comme possible pour le lièvre mâle de la parcelle n° 6.

Lièvres sacrifiés.

Le Paraquat n'a pas été décelé dans le cœur, les poumons, le foie et les reins. La présence de traces peut être considérée comme possible pour le contenu du cæcum de la femelle de la parcelle n° 2 et pour l'urine de celle de la parcelle n° 6.

DISCUSSION

Les résultats obtenus dans cette expérience conduisent aux observations suivantes :

1° La différence de mortalité observée, 3 lièvres sur 4 pour le traitement « non ressuyé » contre 1 sur 3 pour le traitement « ressuyé », ne peut être significative du point de vue statistique, à cause du faible nombre d'animaux en expérience. Il reste cependant qu'une certaine mortalité peut se produire, même dans le cas du traitement ressuyé, contrairement à ce qui a été observé avec le lièvre belge, qui est en réalité une variété domestique du Lapin, *Oryctolagus cuniculus* L. (NEWMAN, 1971). La légère ondée de une à deux minutes, tombée le jour de ce traitement, n'a pu selon toute vraisemblance modifier les conditions de l'expérience, d'une part parce qu'elle était indétectable au pluviomètre, et d'autre part parce qu'elle s'est produite cinq heures après le traitement, alors que la végétation était déjà sèche. Dans ces conditions, il est probable que le Paraquat était déjà en partie fixé dans la plante.

Selon NEWMAN (1971), la DL₅₀ par voie orale est de 110 mg/kg pour le Lapin et de 35 mg/kg seulement pour le lièvre belge. Si nous supposons que le Lièvre a une sensibilité équivalente à celle de ce dernier et si nous prenons un poids moyen

de 4 kg (3 à 5 kg selon les sexes), cela correspond à une absorption de 140 mg par animal.

La concentration du Paraquat trouvée dans les végétaux a été de l'ordre de 50 p.p.m. (par rapport au poids frais). Il aurait donc fallu qu'un lièvre consomme 2,8 kg de végétaux pour absorber une dose correspondant à la DL₅₀. Cette quantité paraît très importante et il est vraisemblable qu'en réalité les lièvres ont pris beaucoup moins de nourriture, mais se sont montrés plus sensibles à l'action du Paraquat. Le fait que les estomacs des animaux morts aient été trouvés vides tendrait à confirmer cette interprétation, les lièvres ayant consommé peu de végétaux, vraisemblablement à cause des nécroses linguales provoquées par le Paraquat. Si l'on admet que le premier jour de l'expérience les lièvres ont ingéré une quantité de nourriture équivalente à environ le dixième de leur poids corporel, la quantité de Paraquat absorbée peut être estimée très approximativement à 20 mg pour un lièvre de 4 kg, soit 5 mg/kg.

2° Les lésions élémentaires que nous avons observées au niveau du parenchyme pulmonaire, c'est-à-dire pneumonie réticulée hypertrophique et pneumonie réticulée atrophique, sont conformes aux observations déjà établies par les auteurs antérieurs, notamment celles de CLARK, Mc ELLIGOTT et HURST (1966) ; CONNING, FLETCHER et SWAN (1969) ; KIMBROUGH et GAINES (1970) ; ROBERTSON *et al.* (1970) ; BROOKS (1971) ; BUTLER et KLEINERMAN (1971). Les grosses cellules alvéolaires desquamées, que nous pensons pouvoir identifier à des pneumocytes granuleux d'après nos observations sur coupes semi-fines, ont déjà été décrites chez l'Homme par TONER *et al.* (1970) après intoxication par le Paraquat ; ces éléments ayant perdu leurs microvillosités et s'étant transformés en cellules rondes.

L'ulcération de l'épithélium malpighien de la langue est à rapprocher des lésions décrites chez les chevaux mis à pâturer dans des prairies traitées par le Paraquat (CALDERBANK *et al.*, 1968). Il semble possible de l'attribuer à un contact direct entre le Paraquat et l'épithélium (CLARK, Mc ELLIGOTT et HURST, 1966).

3° Le traitement à 600 g/ha de Paraquat a laissé des résidus sur la végétation de l'ordre de 150 p.p.m. (par rapport au poids sec) pour la luzerne et de 290 p.p.m. pour les graminées. Dans des expériences de traitement de pâtures avec une dose environ deux fois plus forte, CALDERBANK *et al.* (1968) ont trouvé des résidus de l'ordre de 400 p.p.m. immédiatement après la pulvérisation ou un à trois jours après. Si l'on tient compte de la différence des doses de traitement, les résidus de Paraquat sont du même ordre de grandeur dans les deux expérimentations. La faible vitesse d'élimination des résidus au cours du temps, constatée au bout de deux jours dans notre étude, avait déjà été mise en évidence à plus long terme dans le travail de ces mêmes auteurs. Cette persistance peut sans doute s'expliquer par la forte fixation du Paraquat dans les végétaux. Ceci semble confirmé par le fait que le dosage nécessite la libération du produit par destruction préalable du support végétal en milieu sulfurique.

Les résultats des analyses des tissus et des organes des lièvres tendent à prouver qu'une faible proportion du Paraquat ingéré passe dans la circulation générale. Aucun des organes analysés, hormis le cæcum, ne contenait des résidus identifiables avec certitude, c'est-à-dire supérieurs à 1 p.p.m. Il n'a pas été trouvé de résidus plus élevés dans les poumons, organe où se manifeste l'action toxique la plus nette du produit. D'autre part, les concentrations trouvées dans l'urine étaient peu

importantes et ne représentaient qu'une fraction très faible des résidus trouvés dans le contenu du cæcum.

Ces résultats concordent avec les observations déjà faites chez les rats par DANIEL et GAGE (1966), chez les vaches par STEVENS et WALLEY (1966) et chez les chevaux et les vaches par CALDERBANK *et al.* (1968). Chez ces différentes espèces, la majeure partie du Paraquat ingéré était excrétée par les fèces.

CONCLUSION

Bien que le nombre des animaux en expérience ait été très limité, cette étude a permis d'évaluer pour le Lièvre, espèce particulièrement difficile à utiliser dans les expériences toxicologiques, les risques d'intoxication pouvant résulter du traitement des luzernes par le Paraquat. L'estimation très approximative de la dose mortelle, d'après l'importance des résidus déterminés dans la végétation, tendrait à montrer que le Lièvre est particulièrement sensible au Paraquat. Même les animaux survivants, sacrifiés à la fin de l'expérience, présentaient des lésions pulmonaires et linguales sévères.

La diminution des effets toxiques par le séchage de la pulvérisation, avant consommation de la végétation traitée par les lièvres, n'a pas été mise en évidence dans les conditions de cette expérimentation.

Reçu pour publication en octobre 1973.

SUMMARY

EXPERIMENTAL POISONING OF HARES WITH PARAQUAT-TREATED ALFALFA

An experiment was undertaken in order to assess the poisoning hazards resulting for the hares from a handling of alfalfa with Paraquat used at the standard dose.

The hares were placed on alfalfa plots, either right after the handling or a few hours after it, in order to check whether the toxic effect of residues left on plants would be reduced by drying. The effect of Paraquat on the hares was about the same in both cases. Half the number of animals died 72 to 120 hours after the handling. The surviving hares were killed two weeks later, and showed lung injuries of emphysema type, and a very important ulceration of the lingual mucous membrane.

The residues on plants, given in relation to the fresh weight, were ranging about 30 p.p.m. for alfalfa and 60 p.p.m. for the adventitious graminaceae. The analysis for the hares showed that Paraquat was actually not found in the organs, except in the Caecum, and that the urine concentration was very low.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BROOKS R. E., 1971. Ultrastructure of lung lesions produced by ingested chemicals. Effect of the herbicide Paraquat on Mouse lung. *Laboratory Investigation*, **25**, 536-545.
- BUTLER C., KLEINERMAN J., 1971. Paraquat in the Rabbit. *Brit. J. Indust. Med.*, **28**, 67-71.
- CALDERBANK A., YUEN S. H., 1965. An ion exchange method for determining Paraquat residues in food crops. *Analyst*, **90**, 99-106.

- CALDERBANK A., Mc KENNA R. H., STEVENS M. A., WALLEY J. K., 1968. Grazing trials on paraquat-treated pasture. *J. Sci. Fd. Agric.*, **19**, 246-250.
- CLARK D. G., Mc ELLIGOTT T. F., HURST E. W., 1966. The toxicity of Paraquat. *Brit. J. Indust. Med.*, **23**, 126-132.
- CONNING D. M., FLETCHER K., SWAN A. A. B., 1969. Paraquat and related bipyridyls. *Brit. Med. Bull.*, **25**, 245-249.
- DANIEL J. W., GAGE J. C., 1966. Absorption and excretion of Diquat and Paraquat in rats. *Brit. J. Indust. Med.*, **23**, 133-136.
- IMPERIAL CHEMICAL INDUSTRIES, 1968. The colorimetric determination of Paraquat in biological samples. (Communication personnelle.)
- KIMBROUGH R. D., GAINES T. B., 1970. Toxicity of Paraquat to rats and its effect on rat lungs. *Toxicol. Appl. Pharmacol.*, **17**, 679-690.
- NEWMAN J. F., 1971. Paraquat : effect on hares. Report ICI Agricultural Division. Research and Development Dep. 16 pp.
- ROBERTSON B., ENHORNING G., IVEMARK B., MALMQVIST E., MODEE J., 1970. Paraquat induced derangement of pulmonary surfactant in the Rat. *Acta. Paediat. Scand.*, Sup. **206**, 37-39.
- STEVENS M. A., WALLEY J. K., 1966. Tissue and milk residues arising from the ingestion of simple doses of Diquat and Paraquat by cattle. *J. Sc. Fd. Agric.*, **17**, 472-475.
- TONER P. G., VETTERS J. M., SPILG W. G. S., HARLAND W. A., 1970. Fine structure of the lung lesion in a case of Paraquat poisoning. *J. Path.*, **102**, 182-185.
-

CHRONIQUE DES LIVRES

JACOBSON (M.). — INSECT SEX PHEROMONES. — New York-London Academic Press 1972, 382 p.

Ce livre est la deuxième édition d'un ouvrage paru en 1965 *Insect sex attractant*. Martin JACOBSON, spécialiste particulièrement qualifié (il isola le gyptol de *Porthetria dispar* en 1960) passe successivement en revue la présence de phéromones mâles et femelles, l'anatomie et la physiologie des glandes productrices, les mécanismes de la production et de réponse à l'hormone, en rapport avec l'âge de l'insecte et les rythmes circadiens. Deux chapitres sont consacrés à l'isolation, l'identification et la synthèse des phéromones et deux autres traitent des possibilités d'emploi de ces substances pour l'étude des populations et la lutte contre les ravageurs.

La classification par ordre des Insectes à l'intérieur de chaque chapitre facilite grandement la consultation de cet ouvrage qui, doté d'un index de quelques 1350 références, constitue un instrument de travail de tout premier ordre.

J. L. R.

S. C. KENDEIGH et J. PINOWSKI, ed. — PRODUCTIVITY, POPULATION DYNAMICS AND SYSTEMATICS OF GRANIVOROUS BIRDS. — 410 p, Polish Scientific publishers, Ars polonia, Varsovie — Prix 13 US D.

Cet ouvrage comporte la totalité des exposés présentés à la Haye du 6 au 8 septembre 1970 lors de la réunion du groupe de travail sur les oiseaux granivores. Les communications sont regroupées en quatre thèmes principaux :

— Études bio-énergétiques : les six communications (Canada, Grande Bretagne, Pologne, 2, U. R. S. S., U. S. A.) traitent du *Passer domesticus* et l'une d'elles (Pologne) également du *P. montanus*.

— Dynamique des populations et éthologie. Sur les dix exposés présentés sept sont consacrés au *P. domesticus* (France, Grande Bretagne, 2, Inde, Nouvelle Zélande, Pakistan, U. S. A.) ; une à la fois au *P. domesticus* et au *P. montanus* (Pologne) ; une au *P. melanurus* (Afrique du Sud) ; une à l'*Agelaius phoeniceus* (Canada).

— Régime alimentaire. Impact écologique et économique. La diversité des espèces étudiées est plus grande : Allemagne fédérale, *P. domesticus* et *P. montanus* ; Belgique, *Sturnus vulgaris* ; Pologne, *P. montanus* ; Tunisie, *P. hispaniolensis* ; U. S. A., essentiellement *Calamospiza melanocorys* et *Rhynchophanes mccownii* pour l'une, *Carpodacus mexicanus frontalis* et *Sturnus vulgaris* pour la seconde.

— Systématique et évolution. Sur les quatre exposés, trois sont consacrés au *P. domesticus* (Allemagne fédérale, Canada, U. S. A.), le quatrième (Sénégal) traitant de cinq espèces de Tourterelles.

Cette énumération des sujets rapportés avec référence des pays où ont été réalisées ces recherches met en évidence la somme d'informations contenues dans ce livre, riche également par sa bibliographie. Il mérite, de ce fait, de retenir l'attention de tous les ornithologues préoccupés de problèmes écologiques et agronomiques.

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1973

J. d'AGUILAR, D. PERRIER. — Morphologie et biologie comparées de deux espèces de <i>Tychius</i> (col. <i>curculionidae</i>) dans les luzernières du Lauragais ..	485
Lucienne BAUD. — Contribution à l'étude de la physiologie du jeûne chez un insecte. II. Effets du jeûne larvaire sur les chrysalides et sur les œufs de la génération suivante	I
Lucienne BAUD. — Contribution à l'étude physiologique du jeûne chez un insecte. Larve de <i>Bombyx mori</i> L.	187
Madeleine BERTRAN PRALAVORIO, P. JOURDHEUIL. — Écologie de l'apion de l'artichaut <i>Apion carduorum</i> var. <i>galactitis</i> WENCK sur le littoral méditerranéen	45
J.-C. BIÉMONT. — Les effets des irradiations X sur le potentiel reproducteur de la Bruche du Haricot, <i>Acanthoscelides obtectus</i> SAY. (Coleoptera : <i>Bru-chidae</i>)	587
H. BLACHÈRE, J. CALVEZ, P. PERRON, G. CORRIEU, P. PERINGER. — Étude de la formulation et de la conservation d'une préparation entomopathogène à base de blastospores de <i>Beauveria tenella</i> (DELACR. SIEMASZKO)	69
N. BOËMARE. — Action du virus de la denso-nucléose sur la formation des organes génitaux et la gamétogenèse du Lépidoptère <i>Galleria mello-nella</i> L.	81
Y. BOUCHERY, C. PUTZ. — La mosaïque du framboisier en France : transmis-sion expérimentale par pucerons et dissémination naturelle	247
R. BOURNOVILLE. — Observations écologiques sur l'hivernation du Puceron du Pois, <i>Acyrtosiphon pisum</i> (HARRIS) et de ses parasites dans la région de Versailles	13
M. CANARD. — Voltinisme, diapause et sex-ratio de <i>Chrysopa perla</i> (L.) (<i>Neu-roptera</i> , <i>Chrysopidae</i>) dans le Sud-Ouest	29
G. CAUBEL. — Étude des populations de <i>Ditylenchus dipsaci</i> (KUHN) FILIPJEV. Distribution et fluctuations dans les sols de l'Ouest de la France en cultures légumières et fourragères	309
J.-P. CHAMBON. — Contribution à l'étiologie de la récente pullulation de <i>Cnephasia pumicana</i> ZELL. (Lep. <i>Tortricidae</i>) à la suite de l'extension des cultures céréalières dans le Gâtinais	207
Jeanne DAUMAL, P. JOURDHEUIL, J. P., MARRO. — Acclimatation sur la côte méditerranéenne française de <i>Phanerotoma flavitestacea</i> FISCHER (<i>Hymenop-tera Braconidae</i>) parasite d' <i>Ectomyelois ceratoniae</i> ZELL. (Lepid. <i>Pyralidae</i>) ..	593
J. DAVID. — Activité nycthémerale de quelques espèces de <i>Drosophila</i> (<i>Diptera</i> , <i>Drosophilidae</i>) de la Guadeloupe : importance de la méthode de piégeage ..	499

J. FARGUES. — Sensibilité des larves de <i>Leptinotarsa decemlineata</i> SAY. (Col. <i>Chrysomelidae</i>) à <i>Beauveria bassiana</i> (BALS.) VUILL. (<i>Fungi imperfecti</i> moniliales) en présence de doses réduites d'insecticide	231
E. FYTIZAS. — Influence d'une seule administration de levure hydrolysée sur la fécondité des femelles de <i>Dacus oleae</i> GMEL. (Dipt. <i>Trypetidae</i>)	39
Ph. GRAMET, P. DAVOUST. — Dortoir insulaire d'étourneaux (<i>sturnus vulgaris</i>) Comportement naturel. Expérience d'effarouchement accoustique	491
S. GRENIER. — Influence de l'accouplement sur la descente des œufs dans l'utérus du parasite <i>Phryxe caudata rondani</i> (Diptera <i>Tachinidae</i>)	379
G. GROLLEAU, Yvonne FROUX. — Effet de l'heptachlore sur la reproduction de la Caille <i>Coturnix coturnix japonica</i>	261
L. GRUNER. — Sensibilisation des larves de <i>Phyllophaga pleci</i> BL. et de <i>P. patrueloides</i> PA. (Coleoptera : <i>Scarabaeidae</i>) à la mycose à <i>Metarrhizium anisopliae</i> SOROKIN au moyen d'une faible dose d'insecticide ou d'un autre agent infectieux	335
L. GRUNER. — Recherches sur le comportement, au cours de sa vie imaginale de <i>Phyllophaga pleci</i> BL. (Coleoptera : <i>Scarabaeidae</i>)	385
Gilberte GUENNELON, F. SORIA. — Mise au point au laboratoire d'un élevage permanent de la Pyrale du riz, <i>Chilo suppressalis</i> WALKER (Lepidoptera <i>Pyralidae</i>) sur milieu artificiel	547
C. GUILLET, J. FOURCHÉ. — La respiration chez <i>Drosophila melanogaster</i> au cours des métamorphoses ; influence de la température	533
J. GUTIERREZ. — Expériences sur la physiologie de la reproduction chez <i>Tetranychus neocaledonicus</i> ANDRÉ (Acariens : <i>Tetranychidae</i>) et conséquences sur les possibilités de lutte autocide	155
M. INJAC, J.-L. DUTHOIT, A. AMARGIER. — Étude histo et cytopathologique d'une polyédrose nucléaire de l'échelle fileuse (<i>Hyphandria cunea</i> DRURY) <i>Lepidoptera, Arctiidae</i>	99
G. IPERTI, F. ROLLEY. — Étude de l'acquisition de l'état de dormance chez une Coccinelle aphidiphage et migrante, <i>Adonia II notata</i> SCHN. (Col. <i>Coccinellidae</i>) à l'aide d'une technique de marquage (avec l'iridium 191 stable) .	255
A. KERMARREC. — Recherches sur les ennemis du champignon de couche. I. — Contribution à l'étude de la zoocénose des composts de champignonnière à <i>Agaricus bisporus</i> LANGE	425
A. KERMARREC. — Recherches sur les ennemis du champignon de couche. II. — Résultats préliminaires dans l'emploi des hyphomycètes prédateurs en matière de lutte biologique contre les nématodes des composts cultivés	465
Éliane de LAVAU, G. GROLLEAU, G. SIOU. — Intoxication expérimentale de lièvres par de la luzerne traitée au paraquat	609
S. LE BRAS. — Toxicité comparée de la thiourée et de l'hempa sur <i>Musca domestica</i> L. aux divers stades de développement. Action stérilisante de l'hempa sur l'insecte adulte	351
G. MASSONIÉ. — Élevage d'un biotype de <i>Myzus persicae</i> SULZER sur milieu synthétique. II. — Influence de la qualité de l'alimentation azotée sur la biologie du puceron	559

P. MINATO, G. NICOLAS, Suzel FUZEAU-BRAESCH. — Utilisation de quelques méthodes d'analyse multivariable dans l'étude morphométrique du criquet <i>Locusta migratoria cinerascens</i> FAB. : phases et action du gaz carbonique	507
J.-P. MOREAU, F. LECLANT. — Contribution à l'étude de deux insectes du Lavandin, <i>Hyalesthes obsoletus</i> SIGN. et <i>Cechenotettix martini</i> LETH. (Hom. Auchenorh)	361
Gilberte MOUTOUS, A. FOS. — Influence des niveaux de populations de cicadelles de la vigne (<i>Empoasca flavescens</i> FAB.) sur le symptôme de la « grilure » des feuilles	173
D. PEPIN. — Recherches d'un critère d'âge chez le lièvre <i>Lepus europaeus</i>	271
Marie-Claire PIGNAL. — Quelques levures isolées de <i>Ruguloscolytus rugulosus</i> MULLER dans la région lyonnaise	325
R. PRALAVORIO, Y. ARAMBOURG, Gilberte GUENNELON. — Essai de mise au point d'un élevage permanent d' <i>Acrolepia assectella</i> ZELLER (<i>Lepidoptera</i> , <i>Hyponomeutidae</i>) sur milieu artificiel	569
G. N. STAVRAKIS. — Observations sur l'état des organes reproducteurs de femelles de <i>Dacus oleae</i> (<i>Diptera</i> , <i>Trypetidae</i>) capturées en gobe-mouches pendant une année	III
M. STERNLICHT, S. GOLDENBERG, M. COHEN. — Development of the plum gall and trials to control its mite, <i>Acalitus phloeocoptes</i> (<i>Eriophyidae</i> , <i>Acarina</i>). Développement de la galle du Prunier et essais de lutte contre l'Acarien <i>Eriophyidae</i> (<i>Acalitus phloeocoptes</i>) qui la provoque	365
P. VIAUD, G. BROUSSAL, J. C. LANDRÉ. — Évolution des températures au niveau d'un végétal (<i>Allium porum</i>) dans une enceinte à thermo-période programmée	143
J. P. VINCENT, J. P. QUÉRÉ. — Essai de destruction du rat musqué <i>Ondatra zibethica</i> L. en étangs par empoisonnement sur radeaux	119

Notes techniques.

A. BENOIS. — Mise au point d'un appareil de transfert pour séparer les sociétés de Fourmis (Hyménoptères, <i>Formicidae</i>) du substrat de leur nid	129
G. GROLLEAU, G. PARIS. — Note sur la toxicité de la 2-choro-4-toluidine à l'égard de la Perdrix grise (<i>Perdix perdix</i> L.) et de la Perdrix rouge (<i>Alectoris rufa</i> L.)	139

Mise au point bibliographique.

B. HURPIN. — La spécificité des micro-organismes entomopathogènes et son rôle en lutte biologique	283
---	-----

Information	481
-------------------	-----

Chronique des livres	305, 483, 623
----------------------------	---------------

CONTENTS

J. d'AGUILAR, D. PERRIER. — Morphology and comparative biology of two <i>Tychius</i> species (Col. <i>Curculionidae</i>) in the Lauraguais alfafa fields	483
Lucienne BAUD. — A contribution to the physiological study of starvation in an insect. Effects of larval starvation on the nymphs and eggs of the following generation	I
Lucienne BAUD. — A contribution to the physiological study of starvation in an insect. Larvae of <i>Bombyx mori</i> L.	187
Madeleine BERTRAN-PRALAVORIO, P. JOURDHEUIL. — Ecology of the artichoke apion <i>Apion carduorum</i> var. <i>galactitis</i> WENCK, on the mediterranean shore.	45
J.-C. BIÉMONT. — The effects of the irradiations X on the reproductive power of <i>Acanthoscelides obtectus</i> SAY (Coleoptera : <i>Bruchidae</i>)	581
H. BLACHÈRE, J. CALVEZ, P. FERRON, G. CORRIEU, P. PERINGER. — Studies on the formulation and conservation of an entomopathogenous preparation of blastospores of <i>Beauveria tenella</i> (DELACR. SIESMASZKO)	69
N. BOEMARE. — Action of the denonucleosis virus on the formation of genital organs and the gametogenesis of <i>Galleria mellonella</i> L., <i>Lepidoptera</i> ..	81
Y. BOUCHERY, C. PUTZ. — The raspberry mosaic disease in France : experimental transmission by aphids and natural spreading	247
R. BOURNOVILLE. — Ecological observations on the hibernation of the aphid <i>Acyrtosiphon pisum</i> HARRIS and its parasites in the Versailles area	13
M. CANARD. — Voltinism, diapause and sex-ratio of <i>Chrysopa perla</i> in the South West of France	29
G. CAUBEL. — Study of the <i>Ditylenchus dipsaci</i> (KUHN) FILIPJEV populations. Distribution and fluctuations in the soils of the western France in vegetable and fodder cultures	309
J.-P. CHAMBON. — Contribution to the etiology of exceptional outbreak of <i>Cnephasia pumicana</i> ZELL. (Lep. <i>Tortricidae</i>) in Gâtinais	207
Jeanne DAUMAL, P. JOURDHEUIL, J.-P. MARRO. — Acclimatization of <i>Phanerotoma flavitestacea</i> FISHER (Hymenoptera, <i>Braconidae</i>) parasite of <i>Ecotmyelois ceratoniae</i> ZELL. (Lepidoptera, <i>Pyalidae</i>) on the french mediterranean coast	593
J. DAVID. — Nycthemal activity of some <i>Drosophila</i> species (Diptera, <i>Drosophilidae</i>) from Guadeloupe : importance of the trapping method.	499
J. FARGUES. — Susceptibility of <i>Leptinotarsa decemlineata</i> SAY (Col. <i>Chrysomelidae</i>) towards <i>Beauveria bassiana</i> (BALL.) VUILL. (Fungi imperfecti, <i>Moniliales</i>) in presence of reduced doses of insecticide	231
E. FYTIZAS. — Influence of a single supply of diet with yeast hydrolysate on the fecundity of <i>Dacus oleae</i> GMEL.	39
Ph. GRAMET, P. DAVOUST. — Insular sleeping place of starlings (<i>Sturnus vulgaris</i>). Natural behaviour. Experiment of acoustic scaring	491

S. GRENIER. — Effect of copulation on the eggs descent into the uterus of the parasite <i>Phryxe caudata</i> RONDANI (Diptera, Tachinidae)	379
G. GROLLEAU, Yvonne FROUX. — Action of heptachlor on the Quail reproduction <i>Coturnix coturnix japonica</i>	261
L. GRUNER. — Increase of susceptibility of <i>Phyllophaga pleei</i> BL. and <i>P. Patrueloides</i> PA. (Coleoptera : Scarabaeidae) larvae to the <i>Metarrhizium anisopliae</i> SOROKIN mycosis by means of low doses of insecticide or another infectious agent	335
L. GRUNER. — Studies on the ethology, during its adult life, of <i>Phyllophaga pleei</i> BL.	385
Gilberte GUENNELON, F. SORIA. — Laboratory rearing of the rice stem borer on an artificial diet	547
C. GUILLET, J. FOURCHE. — The respiratory metabolism of <i>Drosophila melanogaster</i> during metamorphosis, influence of temperature	553
J. GUTIERREZ. — Experiments on the reproductive physiology of <i>Tetranychus neocaledonicus</i> ANDRÉ (Acari : Tetranychidae) and effects on the possibilities of genetic control	155
M. INJAC, J.-L. DUTHOIT, A. AMARGIER. — Histological and cytological study of a nuclear polyhedrosis of the fall webworm (<i>Hyphantria cunea</i> DRURY) Lepidoptera Arctiidae	99
G. IPERTI, F. ROLLEY. — Study of the beginning of dormancy in <i>Adonia 11 notata</i> SCHN. (Coleoptera : Coccinellidae) aphidophagous and migratory species using a radioelement (Iridium 191 and 192)	255
A. KERMARREC. — Investigations on the enemies of the cultivated mushroom. I. — Study of the zoocenoses of cultivated composts (<i>Agaricus bisporus</i> LANGE)	425
A. KERMARREC. — Investigations on the enemies of the cultivated mushroom. II. — First results on the utilization of predatory fungi in the biological control of the nematodes of the cultivated composts	465
Eliane DE LAFAUR, G. GROLLEAU, G. SIOU. — Experimental poisoning of hares with Paraquat-treated alfalfa	609
S. LE BRAS. — Comparative toxicity of thiourea and hempa towards the various development stages of <i>Musca domestica</i> sterilizing effect of hempa on the adult insect	351
G. MASSONIE. — Breeding of a biotype of <i>Myzus persicae</i> SULZER on synthetic medium. Influence of the quality of nitrogenous material in the diet on the biology of aphids	559
P. MINATO, G. NICOLAS, Suzel FUZEAU-BRAESCH. — Use of some multivariate methods in the morphometric study of the locust (<i>Locusta migratoria cinerascens</i>) FAB. phases and effect of carbon dioxide	507
J.-P. MOREAU, F. LECLANT. — Contribution to the study of two « Lavandin » insects <i>Hyalesthes obsoletus</i> SIGN. and <i>Cechenotettix martini</i> LETH. (Hom. Auchenorrh)	361
Gilberte MOUTOUS, A. FOS. — Influence of the levels of the vine Cicada populations (<i>Empoasca flavescens</i> FAB.) upon the symptoms of the leaves burn	173

D. PÉPIN. — Studies of an age criterion for the hare, <i>Lepus europaeus</i> PALLAS	271
Marie-Claire PIGNAL. — Yeasts isolated from <i>Ruguloscolytus rugulosus</i> MULLER in the Lyon area	325
R. PRALAVORIO, Y. ARAMBOURG, Gilberte GUENNELON. — Tentative to perfect a permanent rearing of <i>Acrolepia assectella</i> L. on an artificial diet	569
G. N. STAVRAKIS. — Results of dissection of females <i>D. oleae</i>	111
M. STERNLICHT, S. GOLDENBERG, M. COHEN. — Development of the plum gall and trials to control its mite, <i>Acalitus phloeocoptes</i> (Eriophyidae, Acarina).....	365
P. VIAUD, G. BROUSSAL, J.-C. LANDRÉ. — The temperature fluctuations at the plant level (<i>Allium porum</i>) inside a container with programmed thermoperiod	143
J.-P. VINCENT, J.-P. QUÉRÉ. — Destruction trials of the muskrat, <i>Ondatra zibethica</i> L. in ponds using poisoning rafts	119
<i>Technical notes.</i>	
A. BENOIS. — A method to sort the adults and the brood from the materials of their nests in ant societies	129
G. GROLLEAU, G. PARIS. — Note on the toxicity of 2-chloro-4-toluidine towards the grey partridge (<i>Perdix perdix</i> L.) and the red legged partridge (<i>Alectoris rufa</i> L.)	139
<i>Review.</i>	
B. HURPIN. — Specificity of entomopathogenous micro-organisms and its role upon biological pest control	283
<i>Information</i>	481
<i>Book reviews</i>	305, 483, 623

CONTENTS

J. d'AGUILAR D. PERRIER. Morphology and comparative biology of two <i>Iychiuss</i> pecies (Col. <i>Curculionidae</i>) in the Lauraguais alfalfa fields	483
Ph. GRAMET, P. DAVOUST. — Insular spleeping place of starlings (<i>Sturnus vulgaris</i>). Natural behaviour. Experiment of acoustic scaring.	491
J. DAVID. — Nycthemal activity of some <i>Drosophila</i> species (<i>Diptera</i> , <i>Drosophilidae</i>) from Guadeloupe : importance of the trapping method	499
P. MINATO, G. NICOLAS, Suzel FUZEAU-BRAESCH. Use of some multivariate methods in the morphometric study of the locust, <i>Locusta migratoria cinerascens</i> FAB. phases and effect of carbon dioxide	507
C. GUILLET, J. FOURCHE. — The respiratory metabolism of <i>Drosophila melanogaster</i> during metamorphosis. Influence of temperature	533
Gilberte GUENNELON, F. SORIA. — Laboratory rearing of the rice stem borer on an artificial diet	547
G. MASSONIÉ. — Breeding of a biotype of <i>Myzus persicae</i> SULZER on synthetic medium. II. Influence of the quality of nitrogenous material in the diet on the biology of aphids .	559
R. PRALAVORIO, Y. ARAMBOURG, Gilberte GUENNELON. — Tentative to perfect a permanent rearing of <i>Acrolepia assectella</i> L. on an artificial diet	569
J. C. BIEMONT. — The effects of the irradiations x on the reproductive power of <i>Acanthoscelides obtectus</i> SAY (<i>Coleoptera</i> : <i>Bruchidae</i>)	581
Jeanne DAUMAL, P. JOURDHEUIL, J. P. MARRO. — Acclimatization of <i>Phanerotoma flavites-tacea</i> FISHER (<i>Hymenoptera</i> , <i>Braconidae</i>) parasite of <i>Ectomyelois ceratoniae</i> ZELL. (<i>Lepidoptera</i> , <i>Pyralidae</i>) en the french mediterranean coast	593
Éliane de LAVAU, G. GROLLEAU, G. SIOU. — Experimental poisoning of hares with Paraquat-treated alfalfa	609
Book reviews	623

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire* : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* : (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions* ; f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *merciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit × 0,5, soit × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. BILLOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication: M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 3-1974

Dépôt légal: 1^{er} trimestre 1974. N° d'impression: 191.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1974	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n°s par an	175 F	190 F	35 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 n°s par an	135 F	150 F	45 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n°s par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n°s par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n°s par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n°s par an	135 F	150 F	45 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOFYSIQUE, 4 n°s par an	175 F	190 F	60 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n°s par an	135 F	150 F	45 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n°s par an ..	155 F	170 F	55 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n°s par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 n°s par an	80 F	90 F	55 F
ANNALES D'ÉCONOMIE ET DE SOCIOLOGIE RURALES, 2 n°s par an.	65 F	75 F	40 F

APIDOLOGIE, 4 n°s par an — Abonnement : France : 38 F
 Étranger sauf R. F. A. : 48 F
 — Le numéro : France : 12 F
 Étranger sauf R. F. A. : 13,50 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès. 144 p., 1973.....	58,85 F
Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972. 258 p., 1973.....	120,00 F
Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I. N. R. A.-C. N. R. S. 549 p., 1973.....	160,50 F
Recherches acridiennes à Madagascar. 262 p., 1972.....	80,00 F
IV^e Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970. 211 p., 1972.....	60,00 F
Lombriciens de France, Écologie et Systématique par M.-B. Bouché. 671 p., 1972.....	150,00 F
III^e Conférence du Groupe consultatif des Statisticiens forestiers, Jouy en Josas, 7-11 septembre 1970. 332 p., 1972.....	139,75 F
Symposium international sur le soufre en Agriculture. Versailles, 3-4 décembre 1970. 412 p., 1972.....	50,00 F
Organismes du Sol et production primaire — IV^e Colloquium pedobiologiae, Dijon 14-19 septembre 1970. 588 p., 1972.....	65,00 F
La lutte biologique en forêt, Pont-à-Mousson, 12-14 novembre 1969. 212 p., 1971.....	45,00 F
VIII^e Symposium européen sur les maladies à virus des arbres fruitiers. Bordeaux, 24-30 juin 1970. 560 p., 1971.....	65,00 F
Essai de programmation de la Recherche (Département agronomie) par D. Macquart, R. Gras, J. Mamy, L. Turc, J.-P. Deffontaines. 70 p., 1971.....	30,00 F
Quatrième Congrès mondial I. A. A. L. D., Paris 20-25 avril 1970. 342 p., 1971.....	53,75 F
Les maladies des plantes. Modes de développement et méthodes de lutte. Traduit de l'Anglais par J. Louvet. 236 p., 1971.....	43,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
 Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
 Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
 A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean-Nicot.

TABLE DES MATIÈRES

J. d'AGUILAR, D. PERRIER. — Morphologie et biologie comparées de deux espèces de <i>Tychius</i> (Col. <i>Curculionidae</i>) dans les luzernières du Lauragais	483
Ph. GRAMET, P. DAVOUST. — Dortoir insulaire d'étourneaux (<i>Sturnus vulgaris</i>). Comportement naturel. Expérience d'effarouchement acoustique	491
J. DAVID. — Activité nycthémerale de quelques espèces de <i>Drosophila</i> (<i>Diptera</i> , <i>Drosophilidae</i>) de la Guadeloupe : importance de la méthode de piégeage	499
P. MINATO, G. NICOLAS, Suzel FUZEAU-BRAESCH. — Utilisation de quelques méthodes d'analyse multivariable dans l'étude morphométrique du criquet <i>Locusta migratoria cinerascens</i> FAB. : phases et action du gaz carbonique	507
C. GUILLET, J. FOURCHE. — La respiration chez <i>Drosophila melanogaster</i> au cours des métamorphoses ; influence de la température	533
Gilberte GUENNELON, F. SORIA. — Mise au point au laboratoire d'un élevage permanent de la Pyrale du riz, <i>Chilo suppressalis</i> WALKER (<i>Lepidoptera</i> <i>Pyralidae</i>) sur milieu artificiel	547
G. MASSONIÉ. — Élevage d'un biotype de <i>Myzus persicae</i> SULZER sur milieu synthétique. II. — Influence de la qualité de l'alimentation azotée sur la biologie du puceron	559
R. PRALAVORIO, Y. ARAMBOURG, Gilberte GUENNELON. — Essai de mise au point d'un élevage permanent d' <i>Acrolepia assectella</i> ZELLER (<i>Lepidoptera</i> , <i>Hyponomeutidae</i>) sur milieu artificiel	569
J. C. BIEMONT. — Les effets des irradiations X sur le potentiel reproducteur de la Bruche du haricot, <i>Acanthoscelides obtectus</i> SAY. (<i>Coleoptera</i> : <i>Bruchidae</i>)	581
Jeanne DAUMAL, P. JOURDHEUIL, J. P. MARRO. — Acclimatation sur la côte méditerranéenne française de <i>Phanerotoma flavitesta</i> FISCHER (<i>Hymenoptera</i> , <i>Braconidae</i>) parasite d' <i>Ectomyelois ceratoniae</i> ZELL. (<i>Lepid. Pyralidae</i>)	593
Éliane de LAVAU, G. GROLLEAU, G. SIOU. — Intoxication expérimentale de lièvres par de la luzerne traitée au paraquat	609
Chronique des Livres	623

Contents, see at the end of the issue

Les Annales de Zoologie-Écologie animale figurent dans Current Contents